

中部日本群馬県南西部の中新統産出の深海性サメ類化石群とその生物地理学的意義

高桑 祐司

群馬県立自然史博物館／茨城大学大学院理工学研究科

A deep-sea shark assemblage from the Miocene in southwest of Gunma Prefecture, central Japan and the biogeographical significance

Yuji Takakuwa

Gunma Museum of Natural History, Tomioka, Gunma 370-2345, Japan (takakuwa@gmnh.pref.gunma.jp)
/ Graduate school of Science and Technology, Ibaraki University, Mito, Ibaraki 310-8512, Japan

Abstract. Accumulating fossil records of deep-sea sharks are important for reconstruction of their paleoecology and evolution, because these fossils are generally rare everywhere in the world. This paper reports the newly discovered and diverse fossil assemblage of deep-sea sharks from the Miocene deposits in the southwestern part of Gunma Prefecture, central Japan. The specimens are isolated teeth found from seven localities of three Middle Miocene formations. These fossils are identified into twelve species of eleven genera belonging to eight families within three orders: eight species from the Obata Formation (earliest Middle Miocene) of the Tomioka Group, six species from the Haratajino Formation (early Middle Miocene) of the Tomioka Group and four species from the Niwaya Formation (middle Middle Miocene) of the Annaka Group. Four genera, *Centrophorus*, *Deania*, *Squaliolus* and *Mitsukurina* represent the first fossil record in the Northwest Pacific. *Somniosus* and *Centroscymnus* mark the second record from the Miocene in the world, and *Etmopterus* and *Pseudocarcharias* indicate the second in the circum-Pacific. On the basis of lithofacies, benthic foraminifers and other megafossils, three formations are thought to have been deposited under outer sublittoral to middle bathyal environments. Since these environments accord with the Recent species habitats of the eleven shark genera, this fossil deep-sea shark fauna similar to the recent one in species/generic composition had been habited in bathyal environment. The presence of this Miocene fauna suggests that the outline of the recent deep-sea shark fauna in the Northwest Pacific region would have been already established the Miocene. The establishment of the fauna might have been resulted from the vicariance and the isolation that caused by the closure of Indonesian seaway and its associated expansion of shallow sea in the Oligo-Miocene time.

Key words: Shark, Elasmobranch, deep-sea, tooth, Obata Formation, Haratajino Formation, Niwaya Formation, Miocene, Northwest Pacific

はじめに

サメ類（エイ目を除いた軟骨魚綱板鰓亜綱；Compagno, 2005）には、漸深海帯や中深層水域を主な生活域とする種類が少なからず存在し、それらは一般的に「深海性サメ類」もしくは「深海ザメ」と呼ばれ、深海環境の最上位捕食者の代表である。それらの種の多くは主にツノザメ目（Squaliformes）とカグラザメ目（Hexanchiformes）に含まれるが、ネズミザメ目（Lamniformes）、メジロザメ目（Carcharhiniformes）にも認められる。深海性サメ類の生物学的研究は、深海という物理条件から困難を極めるが、近年の深海調査技術の進展に伴って、深海生態系の構成生物の概要が判明してくる中で、サメ類の生態も明らかになりつつある。

深海性サメ類化石の研究の歴史は、19世紀前半まで遡るが、現在までに公表された深海性サメ類化石に関する論文の数は、沿岸性（もしくは外洋表層性）のサメ類に比べると圧倒的に少ない。化石記録が5例未満、あるいは皆無という現生属も多い。Adnet and Cappetta (2001) は、歯の形態的特徴からツノザメ類の進化を議論し、現生深海性ツノザメ類の多くの科が白亜紀セノマニアン／チューロニアン境界直後に出現したとしているが、その根拠となる化石記録は年代的・地域的に限られている。古生物学的観点に基づく深海性サメ類の系統進化や放散過程は未だ議論の余地があり、将来的にそれらを検討するには、化石記録の蓄積は不可欠だといえる。

深海性サメ類化石は日本からも報告されている（例えば、上野・松島 (1975) や西本 (1993) など）が、それら

EPOCH		AGE	STRATIGRAPHY (THICKNESS)	LITHOLOGY	MEGAFOSSILS		
MIOCENE	LATE	early		ITAHANA Fm. (1200m)	Upper: conglomerate, sandstone and siltstone with coal beds Lower: Alternating beds of sandstone and sandy siltstone	molluscs, ophiuroid, sea-urchin, decapods, bony-fishes, sharks, pinniped, whales, sea-cow, and plant leaves	
		late		HARAICHI Fm. (550m)	Blue-gray, sandy massive siltstone	molluscs, ophiuroid, sea-urchin, bony-fishes, sharks, bird, pinniped, toothed-whale, paleoparadoxid and plant leaves	
		middle		NIWAYA Fm. (40 to 400m)	Sandy siltstone and tuffaceous fine sandstone	molluscs, crinoids, sea-urchin, bony-fish, sharks, toothed-whale, paleoparadoxid and desmostylid	
	NIWAYA UNCONFORMITY						
	MIDDLE	early		HARATAJINO Fm. (40m)	Well-laminated, light-gray sandy siltstone	molluscs, coral, crinoid, sea-urchin, decapods, bony-fish, sharks, sea-turtle, birds, whales and paleoparadoxid	
		early		OBATA Fm. (1400m)	Alternating beds of sandstone and dark-gray siltstone	molluscs, bony-fish, shark, sea-turtle and toothed-whale	
				USHIBUSE Fm. (over 400m)	Mainly arkosic sandstone with siltstone and tuff	None	
	EARLY	late					

図2. 群馬県南西部の主な中新統（富岡層群・安中層群）ならびに主要大型化石。

Fig. 2. The stratigraphy and major mega-fossils of the Middle Miocene deposits in the southwestern part of Gunma Prefecture.

サメ類化石

既知の富岡層群ならびに安中層群産サメ類化石に関する報告の中で図を伴うものは、後藤ほか (1978, 1983), 高桑ほか (2001), 高桑ほか (2003), Goto *et al.* (2004), 高桑 (2005) の6編である。これらの中で深海性サメ類であることが明確なのは、ラブカ科の *Chlamydoselachus bracheri* (高桑ほか, 2001; Goto *et al.*, 2004) だけで、残りは全て沿岸性もしくは外洋表層性のサメ類だと考えられる。また原市層産 *Squalidae* gen. et sp. indet. (高桑ほか, 2003) は、筆者の再検討の結果、ツノザメ科 *Squalidae* のツノザメ属の一種 *Squalus* sp. であることが判明した。本属は深海性種を多数含むが、沿岸域に生息する種 (ヒレタカツノザメ *Squalus blainvillei* など) もわずかに含むため (Compagno, 1984a; Musick *et al.*, 2004), 現時点では深海性であると断定できない。

本論で報告する群馬県南西部の中新統産深海性サメ類化石は、計3目8科11属12種で、産出層ごとの内訳は、

富岡層群小幡層6科8属8種、富岡層群原田篠層5科6属6種、安中層群庭谷層4科4属4種である (図3)。標本はいずれも遊離歯で、露頭の母岩中や転石、風化表面などから採集された。また原田篠層の1地点 (図1の地点4) からは、風化したシルト岩からふるい法を用いて1000本を超える標本が得られた。この残渣の中では有孔虫が最も多く、それに次いでサメ類の歯が含まれていた。それら以外には楯鱗 (おそらくツノザメ類に由来)、複数種の硬骨魚類の歯、貝形虫 (高桑・塚越, 2005) などが確認された。

サメ類の歯に関する形態用語は、基本的に矢部・後藤 (1999) に従い、ツノザメ類の歯種については Herman *et al.* (1989) を参考とした。目 (Order) 以下の分類については Compagno (2005) に従った。また1987年以前の化石記録は紙数の都合上、一部を除いて Cappetta (1987) を参照した。本論で扱う富岡層群ならびに安中層群から産出した深海性サメ類化石標本は、群馬県立自然史博物館 (GMNH-PV) に収蔵されている。

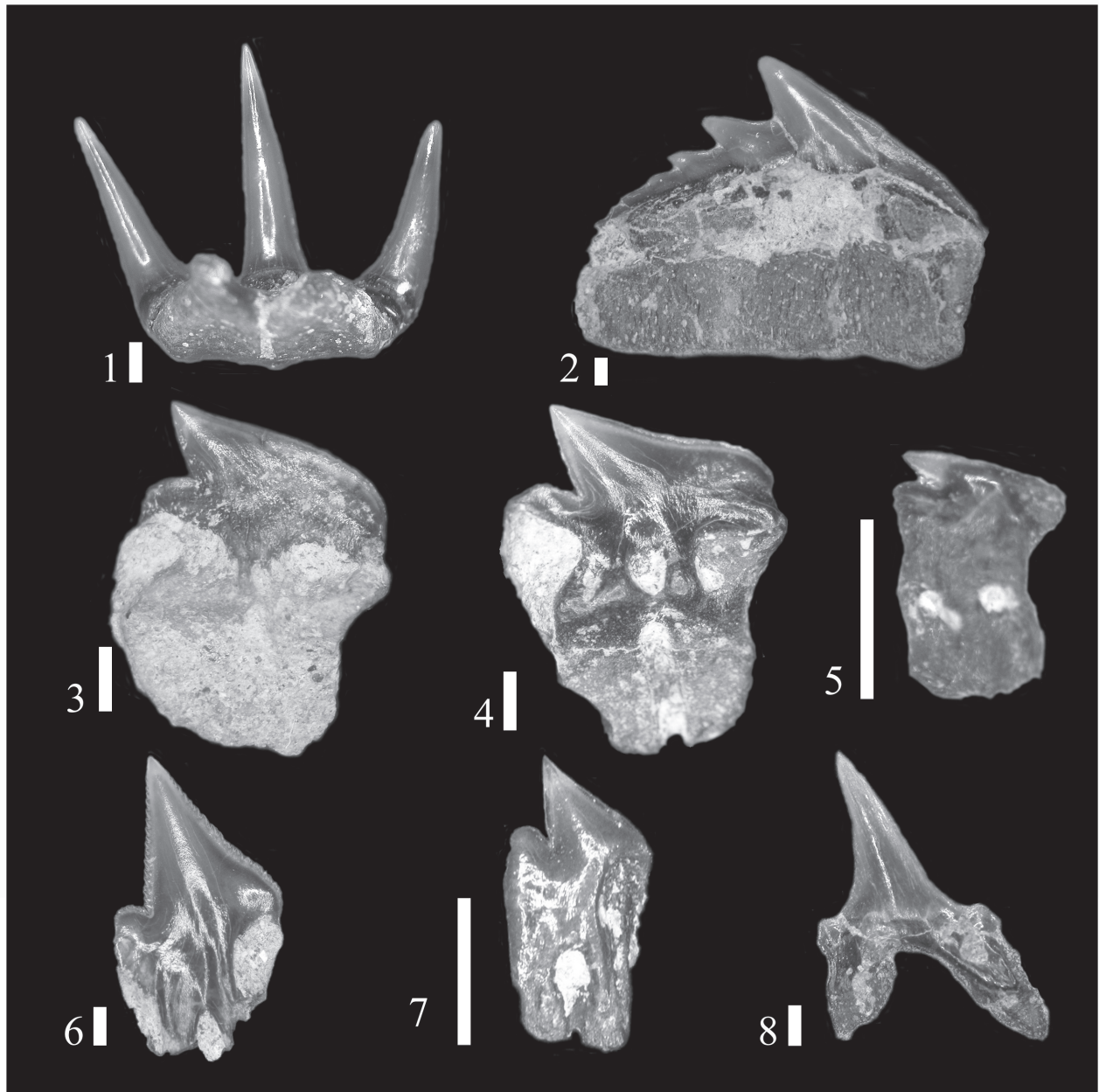


図3. 富岡層群小幡層上部産出の深海性サメ類化石. スケールは1 mm. 1. ブラチェリラブカ *Chlamydoselachus bracheri*, 舌側面 (GMNH-PV-1116), 2. カグラザメ属の一種 *Hexanchus* sp., 上顎の右第5または第6側歯, 舌側面 (GMNH-PV-086), 3. アイザメ属の一種 *Centrophorus* sp., 下顎の左前歯, 舌側面 (GMNH-PV-1595), 4. カエルザメ亜属の一種 *Somniosus (Rhinoscyrmus)* sp., 左下顎歯, 舌側面 (GMNH-PV-036), 5. ユメザメ属の一種 *Centroscyrmus* sp. B, 右下顎歯, 唇側面 (GMNH-PV-1710), 6. ヨロイザメ *Dalatias licha*, 右下顎歯, 唇側面 (GMNH-PV-038), 7. ツラナガコビトザメ属の一種 *Squaliolus* sp., 下顎の右前歯, 唇側面 (GMNH-PV-1428), 8. ミズワニ属の一種 *Pseudocarcharias* sp., 上顎の左中間歯, 唇側面 (GMNH-PV-1593).

Fig. 3 Deep-sea shark fossils from the upper Obata Formation. Scale bar: 1 mm. 1. *Chlamydoselachus bracheri*, lingual view (GMNH-PV-1116), 2. *Hexanchus* sp., right upper 5th or 6th lateral tooth, lingual view (GMNH-PV-086), 3. *Centrophorus* sp., left lower anterior tooth, lingual view (GMNH-PV-1595), 4. *Somniosus (Rhinoscyrmus)* sp., left lower tooth, lingual view (GMNH-PV-036), 5. *Centroscyrmus* sp. B, right lower tooth, labial view (GMNH-PV-1710), 6. *Dalatias licha*, right lower tooth, labial view (GMNH-PV-038), 7. *Squaliolus* sp., right lower tooth, labial view, (GMNH-PV-1428), 8. *Pseudocarcharias* sp., left upper intermediate tooth, labial view (GMNH-PV-1593).

化石の記載

カグラザメ目 Hexanchiformes

ラブカ科 Chlamydoselachidae Garman, 1884

ラブカ属 *Chlamydoselachus* Garman, 1884

Chlamydoselachus bracheri Pfeil, 1983

標本：GMNH-PV-1116 (図 3-1), 576 (図 4-1), 635 ~ 653, 1721 ~ 1742.

記載：GMNH-PV-1721 ~ 1742 は、全て遊離した咬頭または副咬頭である。咬頭は細長く、その断面は近遠心方向に延びる紡錘形に近似する。咬頭の近心縁と遠心縁は切縁である。側面観における切縁の輪郭には、S 字曲線を描くものと上部が直線状でその基部が唇側に膨らむものがある。

分類：GMNH-PV-1116 と GMNH-PV-576 は、唇舌方向に板状に発達した歯根と、ほぼ同大の細く尖った 3 本の咬頭・副咬頭からなる歯冠を有する。こうした外観を持つ歯は新生界ではラブカ属に固有であることから、これらの標本はラブカ属に分類される。GMNH-PV-1116 と GMNH-PV-576 については、本論では Goto *et al.* (2004) の分類を支持し、*C. bracheri* に同定する。さらに GMNH-PV-635 ~ 653, ならびに本論で記載した GMNH-PV-1721 ~ 1742 も、その形態と大きさが GMNH-PV-1116 と GMNH-PV-576 の咬頭 (もしくは副咬頭) もしくは歯根と類似することから、*C. bracheri* に同定した。ラブカの歯は、上下顎ともほぼ同一形態で、歯種の区別も困難であるため、顎における歯の位置は不明である。

産地および地質時代：群馬県富岡市内匠 (GMNH-PV-1116, 36°14'N, 138°54'E, 図 1 の地点 2), 群馬県安中市郷原 (GMNH-PV-576, 635 ~ 653, 1721 ~ 1742, 36°18'N, 138°49'E, 図 1 の地点 4)。GMNH-PV-1116 は暗灰色シルト岩の転石から採取された。この転石と類似した岩相の露頭が上流約 150 m の範囲に点在しており、化石はそのいずれかから転出したものと考えられ、富岡層群小幡層の上部から産出したものと考えられる。GMNH-PV-576 を含む他の標本は、富岡層群原田篠層の明灰色シルト岩から得られた。浮遊性有孔虫ならびに絶対年代による複合年代層序 (高橋・林, 2004) から、小幡層上部の年代は 16.4 ~ 15.5 Ma, 原田篠層の年代は 15.5 ~ 15.3 Ma と考えられ、中期中新世である。

カグラザメ科 Hexanchidae Gray, 1851

カグラザメ属 *Hexanchus* Rafinesque, 1810

Hexanchus sp.

標本：GMNH-PV-086 (図 3-2)。

記載：唇側面を母岩から露出できないため、舌側面のみ観察可能な標本であるが、舌側面はほぼ完全な歯冠と歯根を有する。最大近遠心長 14.1 mm, 最大高 10.2 mm である。歯根は近遠心方向に延び、ほぼ横長の長方形に近似する。歯冠は、遠心側に傾く 4 つの咬頭からなり、咬頭が鋸状に並ぶ。咬頭は近心側で最も大きく、遠心に向かって徐々

に小型化して低くなる。最も近心の咬頭の近心縁は弱く波打つが、他の咬頭は全て切縁である。歯根舌側隆起は、唇側に陥没している歯根中央部を除いた、近心と遠心で確認できる。秩父産 *Hexanchus* sp. (金子ほか, 1997) ならびに現生 2 種 (Herman *et al.*, 1994) との比較から、上顎の右第 5 または第 6 側歯の可能性が高い。

分類：長方形の歯根と鋸状の歯冠を持つことから、本標本はカグラザメ科の歯であり、歯冠の近心縁において鋸歯が明瞭でない点、歯冠の咬頭の数と形態ならびに歯根の形態から、カグラザメ属の上顎歯に同定される。

産地および地質時代：群馬県富岡市富岡 (36°14'N, 138°53'E, 図 1 の地点 1)。本産地には富岡層群小幡層上部が露出している。シルト岩が卓越し、泥岩や極細粒砂岩、細礫を含む砂岩が挟在する。GMNH-PV-086 は暗灰色シルト岩から産出した。中期中新世。

ツノザメ目 Squaliformes

アイザメ科 Centrophoridae Bleeker, 1859

アイザメ属 *Centrophorus* Müller & Henle, 1837

Centrophorus sp.

標本：GMNH-PV-1595 (図 3-3)。

記載：ほぼ完全な標本で、近遠心長 4.40 mm, 最大高 5.82 mm である。歯冠は咬頭とその遠心側の遠心踵しょうからなる。歯根は腹側に膨らみ、半円状を呈する。後方へ強く傾く咬頭の縁は切縁である。側面観において、咬頭近心縁の輪郭は背側へ膨らむ。咬頭尖は後上方を向く。遠心踵の背側縁はキール状で低い。舌側面の歯冠中央部は舌側に膨隆し、そこから歯根舌側隆起の直上まで、細い錘 (すい) が延びる。錘の近心側は窪む。歯根の舌側面上部には、近遠心方向に延びる歯根舌側隆起がある。歯根舌側隆起は、遠心側で遠心舌側面窩の近心縁と合流し、遠心舌側面窩の近心縁下半部となる。歯根基底面は平滑で、その上部に漏斗がある。漏斗から近心下方に向かって、浅い正中舌側面窩が延びるが、腹側縁に達しない。歯根舌側隆起の遠心側には概ね半円形の遠心舌側面窩がある。側舌側孔は未確認である。唇側面では歯冠は全体的に膨らみ、咬頭の下から歯根下部までエプロンが延びる。エプロンの遠心側に大きな側唇側孔が 2 つある。歯根近心縁は遠心方向に窪む。

分類：咬頭と遠心踵からなる歯冠と大きな歯根を有する、ツノザメ目の下顎歯である。現生ではオンデンザメ科のオンデンザメ属 *Somniosus*, アイザメ科に属するアイザメ属 *Centrophorus* とヘラツノザメ属 *Deania* に類似した形態の歯がみられるが、GMNH-PV-1595 に関しては、錘が細く、歯根舌側隆起の背側に達しない、歯根舌側隆起が近遠心方向に直線状に延びるなどの諸特徴からアイザメ科に分類される。2 属の間では近心に位置する歯の形態が異なる。ヘラツノザメ属の近心の歯が前後に長く、歯根の形態も方形または近遠心方向に長い楕円形であるのに対し、アイザメ属の近心の歯の歯根は半円形または背腹方向に高い楕円形で、歯自体も背腹方向に高い。Cappetta (1987)

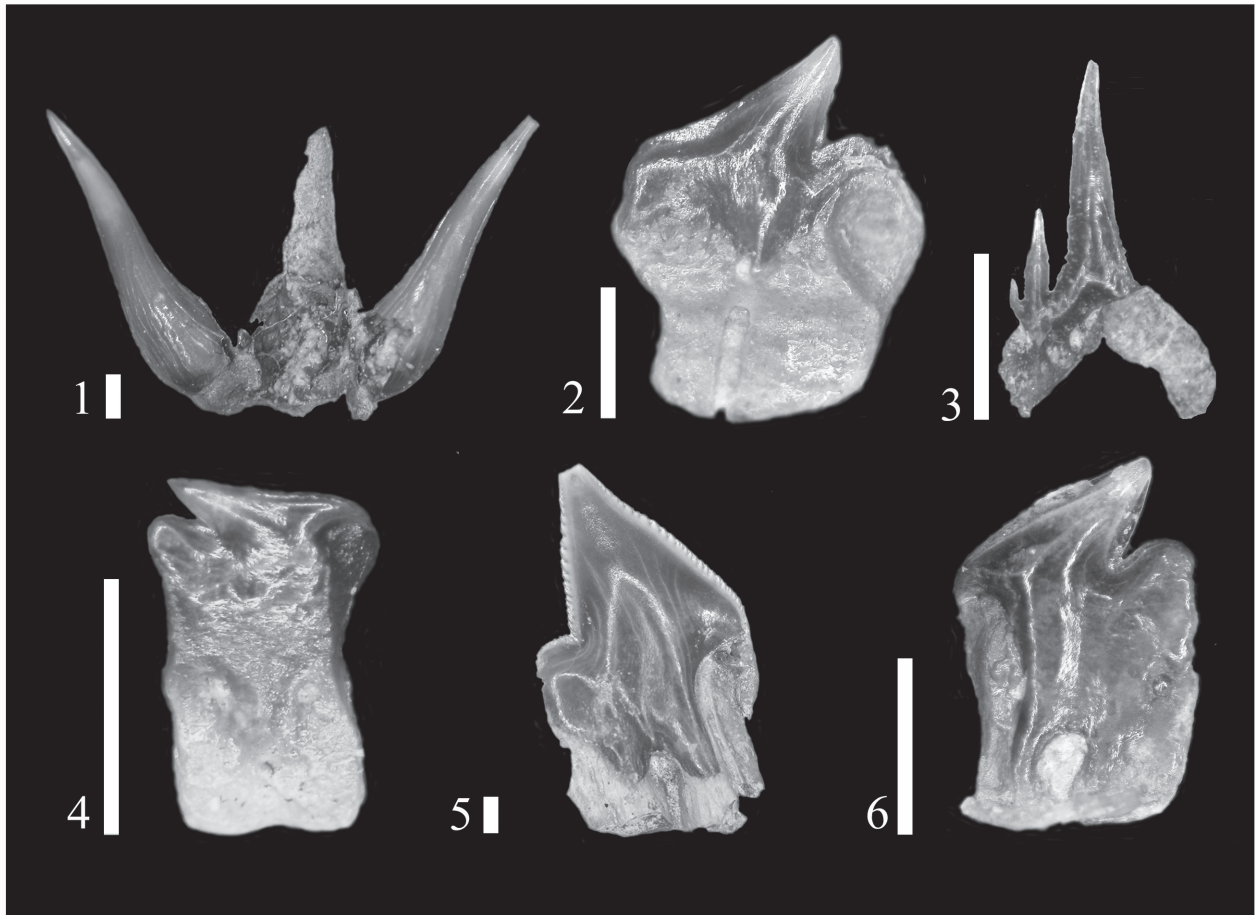


図4. 富岡層群原田篠層産出の深海性サメ類化石。スケールは1mm。 1. ブラチェリラブカ *Chlamydoselachus bracheri*, 唇側面 (GMNH-PV-576), 2. ヘラツノザメ属の一種 *Deania* sp., 下顎の右前歯または側歯, 舌側面 (GMNH-PV-1701), 3. カラスザメ属の一種 *Etmopterus* sp., 上顎の右前歯または側歯, 唇側面 (GMNH-PV-1703), 4. ユメザメ属の一種 *Centroscyrmnus* sp. B, 右下顎歯, 唇側面 (GMNH-PV-1713), 5. ヨロイザメ *Dalatias licha*, 右下顎歯, 唇側面 (GMNH-PV-1597), 6. ツラナガコビトザメ属の一種 *Squaliolus* sp., 左下顎歯, 唇側面 (GMNH-PV-1719)。

Fig. 4. Deep-sea shark fossils from the Haratajino Formation. Scale bar: 1mm. 1. *Chlamydoselachus bracheri*, labial view (GMNH-PV-576), 2. *Deania* sp., right lower anterior or lateral tooth, lingual view (GMNH-PV-1701), 3. *Etmopterus* sp., right upper anterior or lateral tooth, labial view (GMNH-PV-1703), 4. *Centroscyrmnus* sp. B, right lower tooth, labial view (GMNH-PV-1713), 5. *Dalatias licha*, right lower tooth, labial view (GMNH-PV-1597), 6. *Squaliolus* sp., left lower tooth, labial view (GMNH-PV-1719).

は、アイザメ科2属の歯の類似性と大きさの違いについて言及し、ヘラツノザメ属の歯の大きさが最大3mmに達しないのに対し、アイザメ属の歯は5mmより大きいとした。本標本の最大幅は5mmに満たないが、背腹方向は5mmを超え、歯根形態も背腹方向に長い半円形である。以上の特徴と咬頭の向きから、GMNH-PV-1585はアイザメ属の下顎左前歯に同定される。ただし種レベルの同定は、舌側面の観察が可能な現生標本が少ないため難しい。

産地および地質時代: 群馬県富岡市富岡(図1の地点1)、中期中新世。

ヘラツノザメ属 *Deania* Jordan & Snyder, 1902

Deania sp.

標本: GMNH-PV-1701(図4-2), 1702(図5-1), 1743~1821。

記載: GMNH-PV-1701(図4-2) は近遠心長2.19

mm, 最大高2.68mmである。庭谷層産出のGMNH-PV-1702(図5-1)は、近遠心長2.36mm, 最大高2.74mmである。歯冠は後傾する咬頭と遠心踵からなる。咬頭尖は後上方を向き、遠心踵は背側に膨らむ。咬頭の下から錘が腹側に延びる。錘の近心側は窪むこともある。歯根近心縁は遠心方向に窪み、最も窪んだ部分は歯根舌側隆起の近心縁にあたる。歯根上部に歯根舌側隆起があり、そこと錘との間に漏斗が開く。歯根舌側隆起の遠心側には、円形または楕円形の大きな遠心舌側面窩がある。歯根舌側隆起は遠心側で遠心舌側面窩の近心縁と合流する。歯根基底面は平滑で、漏斗直下から前下方に延びる正中舌側面窩がある。唇側面ではエプロンが咬頭の下から前下方に延びるが、歯の腹側縁に達しない。近心縁に沿って近心唇側面窩があり、その遠心縁に側唇側孔がある。エプロンの遠心側に側唇側孔が開くこともある。

分類: GMNH-PV-1701とGMNH-PV-1702は、いずれ

も近遠心方向に長い外形を有し、後傾する咬頭と遠心踵からなる歯冠の特徴を持つことから下顎歯である。下顎歯は先述したアイザメ科の特徴を有するが、大きさが最大でも 5 mm に満たない。また側偏した外形、咬頭に鋸歯が発達しないなどの特徴 (Cappetta, 1987) が一致することから、本標本群はアイザメ属から区別され、ヘラツノザメ属と同定される。現生標本ならびに Herman *et al.* (1989; 図版 13 参照) との比較から、GMNH-PV-1701 は右下顎の前歯または側歯に、また GMNH-PV-1702 は保存不良であるが、左下顎の前歯または側歯に同定される。舌側面の観察が可能な現生比較標本が少ないため、本論では *Deania* sp. とした。

産地および地質時代：群馬県安中市郷原 (GMNH-PV-1701, 1743 ~ 1821, 図 1 の地点 4), 群馬県吉井町片山 (GMNH-PV-1702, 36°16'N, 138°57'E, 図 1 の地点 7). GMNH-PV-1702 は、安中層群庭谷層上部にあたる細礫や極粗粒砂を含む暗緑色砂質シルト岩から産出した。浮遊性有孔虫ならびに絶対年代による複合年代層序 (高橋・林, 2004) から、庭谷層の年代は 15.2 ~ 14.4 Ma と考えられる。中期中新世。

カラスザメ科 Etmopteridae Fowler, 1934

カラスザメ属 *Etmopterus* Rafinesque, 1810

Etmopterus sp.

標本：GMNH-PV-1703 (図 4-3), 1822 ~ 2167.

記載：GMNH-PV-1703 (図 4-3) は、近遠心長 1.26 mm, 最大高 2.01 mm である。舌側面を母岩から露出できないため、唇側面のみ観察可能な標本である。片側の歯根を欠くが、その印象が確認できる。歯冠は中央の咬頭と近心と遠心にある副咬頭からなる。切縁を伴う咬頭は背腹方向に高い三角形を呈する。副咬頭は近心の 2 本 (図 4-3) とその印象側の母岩に残った遠心の 1 本の計 3 本が確認できる。副咬頭は針状で、咬頭に近い位置の副咬頭は咬頭とほぼ平行に延びるが、咬頭から遠い位置の副咬頭は歯の中心方向から外側に一端延びた後、屈曲して咬頭と平行となる。歯根は近心根と遠心根に別れ、それぞれ棒状に延びる。

分類：GMNH-PV-1703 は、咬頭の近心と遠心にそれぞれ副咬頭を備え、歯根は近心根が前下方、遠心根が後下方に伸びる。こうした形態の歯は、ネズミザメ目のシロワニ科 (Odontaspidae) とミズワニ科 (Pseudocarchariidae) の上・下顎歯、ツノザメ目カラスザメ科のカラスザメ属の上顎歯、カスミザメ属 (*Centrosyllium*) の上・下顎歯にみられる。これらの中で、高い咬頭を持ち高さが 2 mm 程度の歯はカラスザメ科だけにしか見られない。カラスザメ科のうち、カスミザメ属は歯冠の唇側・舌側両面に皺があると共に、側方へ広がる板状の歯根を有するが、カラスザメ属の歯根は棒状で、歯冠の舌側面に皺が無く、唇側面では皺は弱い。以上の形態的特徴と Herman *et al.* (1989; 図版 13 参照) との比較から、GMNH-PV-1703 は

カラスザメ属の上顎の右前歯または側歯に同定される。しかし、現生種は数が多く、それらの標本と比較するのが困難であるため、本論では属レベルの同定にとどめた。

原田篠層からは、強く後傾する咬頭と遠心踵からなる歯冠と箱形の歯根を持つ下顎歯 (GMNH-PV-1822 など) も確認されている。カラスザメ属の下顎歯には、ヨロイザメ科 (Dalatiidae) のツラナガコビトザメ属 (*Squaliolus*) の下顎歯との類似点があるが、カラスザメ属に見られる諸特徴、近遠心方向に長い外形、強く後傾する咬頭、背側への膨らみが弱い遠心踵、舌側面で漏斗の近心側と遠心側に開口する側舌側孔、遠心縁での膨らみが強い唇側面、唇側面の大部分を覆い、その下縁が直線状となるエプロン、歯の中程の近心唇側面窩の直後に開口する大きな側唇側孔、エプロン直下の歯根の複数の小さな側唇側孔、などによって区別される。

産地および地質時代：群馬県富岡市中高瀬 (GMNH-PV-1703, 36°15'N, 138°52'E, 図 1 の地点 5), 群馬県安中市郷原 (GMNH-PV-1822 ~ 2167, 図 1 の地点 4). GMNH-PV-1703 は生物擾乱を伴う明灰色砂質シルト岩の転石から得られた。この転石はその岩相から、上流約 250 m の露頭から転出したものと考えられ、富岡層群原田篠層から産出したものと考えられる。

オンデンザメ科 Somniosidae Jordan, 1888

オンデンザメ属 *Somniosus* Le Sueur, 1818

カエルザメ亜属 *Rhinoscyrmus* Gill, 1862

Somniosus (*Rhinoscyrmus*) sp.

標本：GMNH-PV-36 (図 3-4), 1704 ~ 1708.

記載：GMNH-PV-036 は唇側面、舌側面ともに観察可能で、近遠心長 4.62 mm, 最大高 5.86 mm である。歯冠は咬頭と遠心踵からなり、切縁である。咬頭の近心縁は強く後傾する。舌側面では、錘が歯根舌側隆起付近まで達し、中央の正中舌側孔によって近心側と遠心側に二分される。錘の周辺は舌側に大きく膨らむ。錘の近心側と遠心側にそれぞれ側舌側孔が開口し、その周囲は窪む。歯根は歯根舌側隆起より腹側の歯根基底面、ならびに近心縁と遠心縁を縁取るように見られる。正中舌側孔の直下から前下方に直線状に正中舌側面窩が延びる。歯根基底面は半円形に近似される。扇形～三角形を呈する遠心舌側面窩は錘の下まで延びるが、腹側縁に達しない。唇側面の近心縁には近心唇側面窩がある。歯冠の中央腹側にあるエプロンは、歯の中程まで延びる。エプロンとその腹側に位置する歯根は唇側に膨らむ。エプロンの近心側と遠心側に一つないしは複数の大きな側唇側孔があり、その周囲は窪む。この窪みと近心唇側面窩は小隆起によって隔てられる。

分類：咬頭と遠心踵からなる歯冠と腹側へ発達した歯根を持つことから、本標本群はツノザメ目の下顎歯である。ツノザメ目としては大型で、大きさ、外形ともアイザメ属に匹敵する。ただし錘周辺が舌側に膨らむ点と正中舌側孔の近心側と遠心側に側舌側孔を伴う窪みの存在により、オ

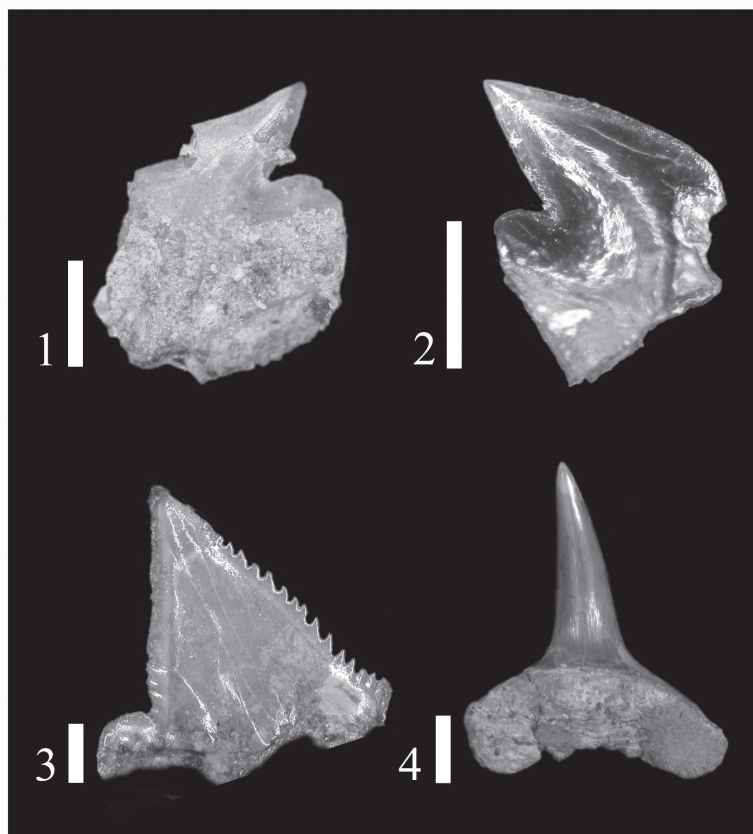


図5. 安中層群庭谷層産出の深海性サメ類化石。スケールは1mm (1, 2, 3)と5mm (4)。
 1. ヘラツノザメ属の一種 *Deania* sp., 下顎の左前歯または側歯, 唇側面 (GMNH-PV-1702),
 2. ユメザメ属の一種 *Centroscymnus* sp. A, 右下顎歯, 唇側面 (GMNH-PV-037), 3. ヨ
 ロイザメ *Dalatias licha*, 右下顎歯, 唇側面 (GMNH-PV-1714), 4. ミツクリザメ属の一種
Mitsukurina sp., 下顎の左第6または第7側歯, 舌側面 (GMNH-PV-1600)。

Fig. 5. Deep-sea shark fossils from the Niwaya Formation. Scale bar: 1mm (1, 2, 3) and 5mm (4). 1. *Deania* sp., left lower anterior or lateral tooth, labial view, (GMNH-PV-1702), 2. *Centroscymnus* sp. A, right lower tooth, labial view, (GMNH-PV-037), 3. *Dalatias licha*, right lower tooth, labial view, (GMNH-PV-1714), 4. *Mitsukurina* sp., left lower 6th or 7th lateral tooth, lingual view (GMNH-PV-1600).

ンデンザメ属に同定される。オンデンザメ属の歯としては比較的小型である。歯根は半円形に近似し、その腹側への伸長が弱い。現生のカエルザメ (*Sommiosus (Rhinoscyrnus) longus*) と比べて、本標本群では咬頭の近心縁の後傾が強いものの、大きさ、外形、上述の特徴が類似することからオンデンザメ属2亜属のうち、カエルザメ亜属に同定される。ただし、本亜属は現生種の標本も稀で、種レベルの比較が困難であるため、本論では *Sommiosus (Rhinoscyrnus) sp.* とした。

産地および地質時代: 群馬県富岡市富岡 (図1の地点1). 中期中新世

ユメザメ属 *Centroscymnus* Bocage & Capello, 1862

Centroscymnus sp. A

標本: GMNH-PV-037 (図5-2).

記載: 最大近遠心長 1.56 mm, 最大高 2.11 mm+ である。背腹方向に高い歯根であるが、剖出時に欠損したため歯根の大部分を欠く。歯冠は咬頭と遠心踵からなり、切縁で

ある。咬頭尖は後上方を向き、遠心踵も後上方に膨らむ。舌側面の漏斗は小さく、歯根の上縁中央に開口する。また歯根上縁近心側に側舌側孔が開口する。歯根舌側隆起の下部の遠心側に小孔がある。唇側面では咬頭とエプロンの近心縁がつながって稜となり、その近心側に近心唇側面窩がある。

分類: 背腹方向に高く、唇舌方向に薄い歯であることからツノザメ目の下顎歯である。北西太平洋域における唯一の化石記録である師崎層群 (下部中新統) 産 *Centroscymnus* sp. (西本, 1993, 瑞浪市化石博物館所蔵) とほぼ同じ大きさで、上述の歯冠の特徴や舌側面の歯冠直下の開口部の位置、唇側面のエプロンの形態も師崎層群産標本と類似する。オンデンザメ科に属するピロウドザメ属 (*Zameus*) やイチハラピロウドザメ属 (*Scymnodon*) の下顎歯との類似点もあるが、歯の近遠心長に対する咬頭の高さの比率や歯冠下縁に対する近心縁の角度はユメザメ属に最も近い。以上のことから、本標本はユメザメ属の右下顎歯に同定されるが、現生種との比較が十分でなく、

本標本も不完全なので *Centroscymnus* sp. A とした。

産地および地質時代：群馬県富岡市上黒岩 (36°16'11"N, 138°51'59"E, 図 1 の地点 6)。GMNH-PV-037 は灰色シルト岩の転石から得られた。この転石は、その岩相が産地の北約 1000 m にある露頭と類似していることから、安中層群庭谷層から産出したものと考えられる。中期中新世。

Centroscymnus sp. B

標本：GMNH-PV-1710 (図 3-5), 1711, 1712, GMNH-PV-1713 (図 4-4), 2168 ~ 2190。

記載：GMNH-PV-1710 は最大近遠心長 0.94 mm, 最大高 1.34 mm, GMNH-PV-1713 は最大近遠心長 0.79 mm, 最大高 1.32 mm である。他の標本も近遠心長が 1 mm 弱, 高さ 1.5 mm 弱のものが多い。歯冠は強く後傾する咬頭と遠心踵からなり, 全て切縁である。咬頭の近心縁は水平に近い。咬頭尖は後方を向く。遠心踵の背側への膨らみは弱い。舌側面では歯冠が歯の約半分を覆い, 踵は小さい, 歯冠下縁は M 字状となり, その中央に漏斗が開口し, 近心側と遠心側には側舌側孔が開口する。歯冠は腹側縁付近が最も厚く, 背側へ向かって薄くなる。歯根は歯根舌側隆起付近が最も厚いが, 唇側に向かって急激に薄くなり, 歯根の下半部は歯根基底面である。歯根舌側隆起は遠心で遠心舌側面窩の近心下縁と合流する。歯根基底面に背腹方向に延びる溝は無い。歯根基底面の近心上端とほぼ中央に小孔が開口する。遠心舌側面窩は縦長の三角形に近似し, 歯の中程に達する。唇側面では, 歯冠が歯の下半部まで達し, その表面は平滑である。エプロンは歯の腹側縁に達しない。エプロンの下部では近心と遠心に側唇側孔が一つずつ開口する。またエプロン直下に小孔が開口する。歯の近心縁には近心唇側面窩があり, 背腹方向に長い三角形に近似するが, その下縁は歯の腹側縁に達しない。

分類：背腹方向に高く, 唇舌方向に薄い歯であることから, ツノザメ目の下顎歯である。GMNH-PV-1710 と GMNH-PV-1713 は, 歯の形態と咬頭の方向から, 共に右下顎歯である。背腹方向に高い外形, 腹側へ向かって急激に薄くなる歯根, 舌側面における歯冠直下の漏斗等の開口位置などの本標本群の持つ形態は, 現生ユメザメ属の下顎歯と類似する。しかし, 現生種マルバラユメザメ (*Centroscymnus coelolepis*) では, 舌側面において歯冠の踵の幅が広い, 歯根基底面に正中舌側面窩がある, 唇側面のエプロンの唇側への膨隆が弱い, エプロンの近心と遠心に側唇側孔が無いなど, 本標本群との形態的な相違点がある (Herman *et al.*, 1989 の図版 14 参照)。大きさも現生種マルバラユメザメでは, 歯の高さと近遠心長が群馬産標本群のそれぞれ約 2 倍ある。Barthelt *et al.* (1991) が報告したドイツの下部中新統産 *Centroscymnus* sp. の歯の形態は群馬産標本群と類似しているが, その大きさは現生種マルバラユメザメとほぼ同じである。ヨロイザメ科のツラナガコビトザメ属 (*Squaliolus*) もほぼ同じ大きさの歯を有し, 外形も類似する。しかし, ツラナガコビトザメ属にみられる諸特徴, 上方か後上方を

向く咬頭尖, 舌側面唯一の開口部である歯根上縁中央の漏斗, 歯の腹側縁直上に達する遠心舌側面窩, エプロンを近心と遠心に二分する唇側面中央下部のボタン穴などが, 本標本群と一致しないため, GMNH-PV-1710 を含む標本群は, ツラナガコビトザメ属ではない。

以上のことから, 現状では若干の相違点があるが, 本標本群に最も近縁なのはユメザメ属であると考えられるため, 本論ではユメザメ属の一種とした。現生種との大きさや形態の相違は, 齢差に起因している可能性が考えられる。

産地および地質時代：群馬県富岡市富岡 (GMNH-PV-1710 ~ 1712, 図 1 の地点 1), 群馬県安中市郷原 (GMNH-PV-1713, 2168 ~ 2190, 図 1 の地点 4)。中期中新世。

ヨロイザメ科 *Dalatiidae* Gray, 1851

ヨロイザメ属 *Dalatias* Rafinesque, 1810

Dalatias licha (Bonnaterre, 1788)

標本：GMNH-PV-038 (図 3-6), 1597 (図 4-5), 1714 (図 5-3), 1715 ~ 1718, 2191 ~ 2194。

記載：GMNH-PV-038 (図 3-6) は歯根の大部分を欠くが, 歯冠はほぼ完全で, 最大近遠心長 4.27 mm, 最大保存高 7.87 mm である。GMNH-PV-1597 (図 4-5) は咬頭尖と歯根の一部を除くとほぼ完全で, 近遠心長 6.36 mm, 最大保存高 10.93 mm である。GMNH-PV-1714 (図 5-3) は歯冠のみの標本で, 最大近遠心長 4.66 mm, 最大保存高 4.88 mm である。

歯冠は咬頭とその遠心に位置する遠心踵からなり, 三角形に近似される咬頭はわずかに後傾し, 遠心縁は歯根基底縁に対してほぼ直立する。近心縁, 遠心縁ならびに遠心踵には大きな鋸歯が発達する。舌側面の歯冠下縁の形態はほぼ直線状である。踵は顕著でないが, 咬頭直下の歯冠下縁はやや腹側に膨らむ。唇側面では歯冠のエプロンが腹側に向かって発達し, 歯根を覆う。エプロンはボタン穴によって近心と遠心に分岐する。ボタン穴の周囲では, 歯冠に浅い窪みがある。遠心踵の背側への膨らみは弱い。平行四辺形に近似される歯根は後傾する。舌側面では歯冠直下に低い歯根舌側隆起があり, そのほぼ中央に正中舌側孔が, また歯根のほぼ中央の下部に小さなボタン穴が開口する。歯根の遠心側はすべて遠心舌側面窩で, その最大幅は約 1 mm である。唇側面の近心側はすべて近心唇側面窩で背腹方向に高い。近心唇側面窩の遠心側に近心唇側面窩の遠心縁に沿った稜がある。側唇側孔は確認できない。ボタン穴から腹側の基底縁に向かって正中唇側面窩がある。

分類：11 点の標本は咬頭と遠心踵からなる歯冠を持ち, そのうちの GMNH-PV-038, および 1597 は背腹方向に長い箱形の歯根を有することからツノザメ目の下顎歯である。咬頭に顕著な鋸歯を伴う下顎歯を持つツノザメ目は, オロシザメ属 (*Oxynotus*) とヨロイザメ属 (*Dalatias*) であるが, 現生のオロシザメ属の下顎歯の近遠心幅が最大で 2 mm 前後である点, またその形態において歯冠の高

さが低く、遠心踵が小さい点などの特徴 (Herman *et al.*, 1989, 図版2) から、本標本群はヨロイザメ属に同定される。従来、中新世以降の化石であっても、唯一の現生種 (Compagno, 2005) であるヨロイザメ *Dalatis licha* に同定されていることから、本論もそれに従う。

GMNH-PV-1597 は、高さに対して近遠心方向に長い幅広い咬頭であること、歯冠と歯根基底縁との状態、ならびに現生標本 NSM-PO-170 (国立科学博物館地学研究部標本 NSM-PO) との比較から右下顎の5~7番目の歯と考えられる。また GMNH-PV-038 は歯冠の幅が狭いため、右下顎の1~2番目の歯とみなされる。庭谷層産の標本は、歯冠形態と大きさから明らかにヨロイザメの下顎歯に同定されるが、歯根など歯の下半部を欠くため、歯の位置は未定である。

産地および地質時代: 群馬県富岡市内匠 (GMNH-PV-038, 図1の地点2), 群馬県安中市郷原 (GMNH-PV-1597, 2191~2194, 図1の地点4), 群馬県吉井町片山 (GMNH-PV-1714~1718, 図1の地点7)。GMNH-PV-038 に関する詳細な採集記録は存在しないが、産地情報から判断して富岡層群小幡層の上部のものと判断した。中期中新世。

ツラナガコビトザメ属 *Squaliolus* Smith & Radcliffe, in Smith, 1912

Squaliolus sp.

標本: GMNH-PV-1428 (図3-7), 1703, 1719 (図4-6), 2195~2261。

記載: 小幡層産 GMNH-PV-1428 (図3-7) は、近遠心長 1.24 mm, 最大高 1.97 mm, また原田篠層産 GMNH-PV-1719 は、近遠心長 1.37 mm, 最大高 1.97 mm である。歯は背腹方向に高い。歯冠は咬頭とその遠心に位置する遠心踵からなる。咬頭は遠心へ傾き、咬頭尖は後上方を向く。近心縁、遠心縁、遠心踵は切縁である。側面から見た遠心踵は半円形である。舌側面では歯冠が中程まで広がり、正中舌側孔がその直下にある。錘は小さい。遠心舌側面窩は背腹方向に細長い三角形に近似され、歯の腹側縁に達する。歯根舌側隆起は低い。唇側面ではエプロンが歯の下部まで広がり、歯の下部のボタン穴によって近心側と遠心側に二分される。ボタン穴から歯根基底へ短い正中唇側面窩がある。近心縁には細長い近心唇側面窩がある。

分類: 咬頭と遠心踵からなる歯冠と背腹方向に高い歯根の形態からツノザメ目の下顎歯で、唇側面の歯冠とボタン穴の配置と大きさからツラナガコビトザメ属に同定される。GMNH-PV-1428 は右下顎歯 (図3-7), GMNH-PV-1719 は左下顎歯である (図4-6)。現生2種 (*S. aliae* と *S. laticaudus*) の標本が少なく、比較が十分でないので種のレベルの同定は行わなかった。

産地および地質時代: 群馬県富岡市富岡 (GMNH-PV-1428, 図1の地点1), 群馬県安中市郷原 (GMNH-PV-1719, 2195~2260, 図1の地点4), 群馬県富岡市中高瀬 (図1の地点5)。中期中新世。

ネズミザメ目 Lamniformes

ミズワニ科 Pseudocarchariidae Compagno, 1973

ミズワニ属 *Pseudocarcharias* Cadenat, 1963

Pseudocarcharias sp.

標本: GMNH-PV-1593 (図3-8), 1594, 1596。

記載: GMNH-PV-1593 は最大保存高 7.62 mm, 最大近遠心長 4.96 mm である。母岩中に保存され、唇側面のみ観察できる。歯冠は咬頭と近心と遠心にある副咬頭からなる。咬頭は背腹方向に細長い三角形を呈する。表面は平滑で、近心縁、遠心縁とも切縁である。咬頭尖は遠心を向く。唇側面観における副咬頭は半円形に近似し、切縁である。歯根は近心根が前下方に、遠心根がほぼ下方に延びる。近心根の方が長い。

分類: 細長い咬頭ならびに副咬頭からなる歯冠と近心根と遠心根に分かれる歯根の歯を持つサメ類は、ネズミザメ目シロワニ科 (Odontaspidae) やミツクリザメ科 (Mitsukurinidae) の歯、そしてツノザメ目カラスザメ科の2属である。本標本は、ツノザメ目2属と比べて明らかに小さいことから異なる。シロワニ科の現生種シロワニ *Odontaspis taurus* (NSM-PO-unnumbered) では、下顎の第3または第4後歯がほぼ同じ近遠心長を有する。しかし、近心根と遠心根がほぼ同じ大きさで、その腹側縁は弧を描く。また副咬頭は2対あって、咬頭に対する副咬頭の比が大きく、本標本と異なる。

これらのことから、GMNH-PV-1593 は大きさと形態からミズワニ属であると考えられる。現生種との比較に基づくと、咬頭形態や近心根と遠心根の長さの割合 (Cigala-Fulgosì, 1992, 図版1~3) から判断して、左上顎の中間歯と考えられる。他の2標本については、最大保存高 9.04 mm と最大近遠心長 4.87 mm をもつ GMNH-PV-1594 が右上顎第2前歯に、最大保存高 11.32 mm と最大近遠心長 4.10 mm の GMNH-PV-1596 が右下顎第1前歯に相当すると考えられる。化石種との比較は不十分であるため、本論では *Pseudocarcharias* sp. にとどめた。

産地および地質時代: 群馬県富岡市富岡 (GMNH-PV-1593, 1594, 図1の地点1), 富岡市一ノ宮 (GMNH-PV-1596, 36°15'N, 138°51'E, 図1の地点3), GMNH-PV-1596 は川の護岸工事に伴う転石から得られた。転石は河床に分布する地層から転出したものと考えられ、富岡層群小幡層から産出したものと考えられる。中期中新世。

ミツクリザメ科 Mitsukurinidae Jordan, 1898

ミツクリザメ属 *Mitsukurina* Jordan, 1898

Mitsukurina sp.

標本: GMNH-PV-1598, 1599, 1600 (図5-4)。

記載: GMNH-PV-1600 (図5-4) は歯冠、歯根ともほぼ完全で、最大保存高 23.0 mm, 最大近遠心長 19.3 mm である。歯冠は咬頭からなる。副咬頭は無い。咬頭は円錐形ないしは三角錐形に近似し、舌側へ屈曲する。近心縁、遠心縁とも切縁である。舌側面基部に細かい線条がある。

歯根は近遠心方向に伸び、遠心根が近心根より僅かに短い。近心根と遠心根の屈曲はほとんど無く、近心根は前方、遠心根は後方を向く。歯根舌側隆起は、歯冠直下の部分が最も膨らみ、舌側面観では歯冠方向を凸として緩やかな弧を描く。歯冠と歯根舌側隆起の間は約 2 mm ある。歯根基底面が傾斜しているため、近心面（もしくは遠心面）観では、歯根の断面形態は歯根基底面を長辺とする三角形を呈する。

分類：本標本群は、歯冠と歯根の形状がミツクリザメ *Mitsukurina owstoni* の現生標本 (NSM-PO-125) と類似することから、ミツクリザメ属に同定される。また NSM-PO-125 との咬頭の高さと近遠心長との割合、歯根の伸びる方向や近心根と遠心根の長さの比較から、GMNH-PV-1600 は左下顎の第 6 または第 7 側歯に同定される。NSM-PO-125 より小型の歯を持つ NSM-PO-199 の、全長が 252 cm の個体であるので、GMNH-PV-1600 を有していた個体も全長 250 cm 以上であった可能性がある。比較した現生標本が NSM-PO-125, 199 の 2 点だけであることや、化石種との比較も不十分であることから、種の同定は行なわなかった。

産地および地質時代：群馬県吉井町片山 (図 1 の地点 7)。ヘラツノザメ属 GMNH-PV-1702 ならびにヨロイザメ属 GMNH-PV-1714 等の産出層準より数 m 下位の安中層群庭谷層上部の礫岩から産出した。中期中新世。

考察

岩相や共産化石から推定した堆積深度

小幡層は主にシルト岩や泥岩、原田篠層はやや層理の発達した硬質灰色シルト岩からなり、砂岩の薄層が挟在する。いずれの層も生物擾乱の顕著な均質な泥質岩を主体とするが、HCS (Hummocky cross-stratification, ハンモック状斜交層理) に代表される波浪作用限界水深以浅を示す堆積構造はない。したがって、小幡層と原田篠層の堆積深度は外部浅海帯より深い環境、上部漸深海帯と考えられる。

庭谷層は層厚、岩相ともに側方への変化が激しい (高橋・林, 2004) が、富岡市上黒岩の化石産地 (図 1 の地点 6) は庭谷層分布地域の西側にあたり、灰色シルト岩が卓越する。ここでも HCS などの堆積構造がないため、上部漸深海帯と判断される。一方、吉井町片山の化石産地 (図 1 の地点 7) を含む分布地域の東側では、凝灰質シルト岩が優勢で部分的に礫岩を挟み、他の深海性サメ類が産出する地層より碎屑粒子が粗い。この付近の庭谷層は海緑石を含む。岩相と海緑石化作用が生じる深度 (100 ~ 300 m) から推測すると、東側の庭谷層の堆積深度は外部浅海帯下部から上部漸深海帯とみなされる。

底生有孔虫の群集組成からは、小幡層が上部~中部漸深海帯上部、原田篠層が中部漸深海帯下部、庭谷層上部が外部浅海帯と推定されている (Konda, 1980; 大石・高橋,

1990)。

原田篠層産の貝類群集は、群集構造の特徴から深海性であり、属組成が現在の相模湾の中層水域もしくは漸深海帯と類似すると指摘されている (Kurihara, 2000)。小幡層産貝類群集については 8 種の報告があるが (Matsumaru, 1967)、全体的に整合で上位に累重する原田篠層と共通属が多く、類似した生息環境だったと推定される (栗原行人氏からの私信)。原田篠層産の貝形虫の *Acanthocythereis*? sp. は上部漸深海帯に多い種類であるが、共産した *Hirustocythere* sp. の生息域は陸棚上の中部~下部浅海帯に相当する可能性が高いとされる。これは、同層が浅海からの堆積物が僅かに混入する環境で堆積したことを示す (高桑・塚越, 2005)。同層から産出する十脚甲殻類 *Trichopeltarion* 属の現生種の多くは 100 ~ 数 100 m の範囲に生息する (加藤, 2001)。また、原田篠層産のゴカクウミユリ類の生息環境は外部浅海帯以深と考えられる (高桑ほか, 2002)。

庭谷層の上部からは、深海性貝化石群集の Mud Pecten Community (Hickman, 1984) の主要素である *Delectopecten* sp. や *Halicardia* sp. に代表される深海性二枚貝が産出しており (長谷川ほか, 2000; Kurihara, 2002)、小笠原・増田 (1989) は、それらの生息深度を 200 m 以深と推定している。また外部浅海帯以深に生息したと考えられるゴカクウミユリ類も産出している (高桑ほか, 2002)。

このように、岩相や共産化石から推定される深海性サメ類化石の産出層の堆積深度はいずれも類似しており、主に上部漸深海帯である。これは深海性サメ類のほとんどの現生種の生息深度と調和的である。今回産出した 11 属の現生種の生息深度 (あるいは捕獲深度) が重複するのは、ほぼ水深 270 から 500 m の範囲であり、また *Centrophorus*, *Centroscyrmus*, *Etmopterus* に関しては、水深 2000 m 以深での捕獲記録もある (Compagno, 1984a, b)。深海性サメ類化石が当時の浅海成層からほとんど産出していないことも考慮すると、中期中新世の時点で、これらのサメ類が深海性だったことは明らかである。

環太平洋地域における深海性サメ類の化石記録

太平洋における新生代以降の深海性サメ類の化石記録を表 1 および表 2 に統括した。新生界におけるラブカ属の化石記録には、暁新統の *Chlamydoselachus* sp. (アメリカ)、始新統の *C. fiedleri* (ドイツ、オーストリア)、*Chlamydoselachus* sp. (デンマーク)、漸新統もしくは中新統の *C. tobleri* (トリニダードトバゴ)、下部中新統の *C. garmani* (アメリカ, 表 2 a), *C. bracheri* (オーストリア)、中部中新統の *Chlamydoselachus* sp. (イタリア), *C. bracheri* (日本)、鮮新統の *C. lawleyi* (イタリア) がある (後藤, 1972; Phillips *et al.*, 1976; Welton, 1979; Pfeil, 1983; 糸魚川ほか, 1985; Cappetta, 1987; 高桑ほか, 2001; Goto *et al.*, 2004)。富岡層群産のものは、北西太平洋域におけるラブカ属の確実かつ最古の化石記録である (高桑ほか, 2001;

表 1. 北西太平洋地域における新生代以降の深海性サメ類の化石記録.

Table 1. The Cenozoic deep-sea shark fossil records in the Northwest Pacific region.

Species	Locality	Fossil Horizon	Age	References
Hexanchiformes				
Chlamydoselachidae				
<i>Chlamydoselachus bracheri</i>	Tomioka, Gunma	Obata Fm.	Middle Miocene	Takakuwa et al., 2001; Goto et al., 2004; this paper
<i>Chlamydoselachus bracheri</i>	Annaka, Gunma	Haratajino Fm.	Middle Miocene	Takakuwa et al., 2001; Goto et al., 2004; this paper
<i>Chlamydoselachus</i> ? sp.	Suzu, Ishikawa	Najimi Fm.	Middle Miocene	Goto, 1972
<i>Chlamydoselachus</i> ? sp.	Wajima, Ishikawa	Wajimazaki Fm.	Middle Miocene	Goto, 1972
<i>Chlamydoselachus</i> ? sp.	Mizunami, Gifu	Oidawara Fm.	Middle Miocene	Itoigawa et al., 1985
Hexanchidae				
<i>Hexanchus gigas</i>	Kitakyushu, Fukuoka	Yamaga Fm.	Upper Oligocene	Uyeno et al., 1984; Itoigawa et al., 1985; Karasawa, 1989
<i>Hexanchus gigas</i>	Mizunami, Gifu	Akeyo Fm.	Early Miocene	Itoigawa et al., 1985; Karasawa, 1989
<i>Hexanchus gigas</i>	Shiga, Ishikawa	Sekinobana Fm.	Middle Miocene	Itoigawa et al., 1985; Karasawa, 1989
<i>Hexanchus gigas</i>	Notojima, Ishikawa	Hannoura Fm.	Middle Miocene	Itoigawa et al., 1985; Karasawa, 1989
<i>Hexanchus gigas</i>	Notojima, Ishikawa	Suso Fm.	Middle Miocene	Itoigawa et al., 1985; Karasawa, 1989
<i>Hexanchus gigas</i>	Nanao, Ishikawa	Akaura Fm.	Middle Miocene	Nomura, 2002
<i>Hexanchus gigas</i>	Mizunami, Gifu	Oidawara Fm.	Middle Miocene	Itoigawa et al., 1985; Karasawa, 1989
<i>Hexanchus griseus</i>	Hirono, Fukushima	Dainenji Fm.	Early Pliocene	Kuga, 1985
<i>Hexanchus</i> sp.	Kitakyushu, Fukuoka	Yamaga Fm.	Upper Oligocene	Uyeno et al., 1984
<i>Hexanchus</i> sp.	Iwaki, Fukushima	Iwaki Fm.	Upper Oligocene	Suzuki, 1991; Yabumoto and Uyeno, 1994
<i>Hexanchus</i> sp.	Kushimoto, Wakayama	Uematsu Fm.	Early Miocene	Itoigawa et al., 1985
<i>Hexanchus</i> sp.	Tsu, Mie	Ooi Fm.	Early Miocene	Itoigawa et al., 1985
<i>Hexanchus</i> sp.	Anan, Nagano	Ohshimojo Fm.	Early Miocene	Itoigawa et al., 1985; Kuga, 1985
<i>Hexanchus</i> sp.	Tomioka, Gunma	Obata Fm.	Middle Miocene	this paper
<i>Hexanchus</i> sp.	Chichibu, Saitama	Nagura Fm.	Middle Miocene	Itoigawa et al., 1985; Kaneko et al. 1997
<i>Hexanchus</i> sp.	Ohnan and Shoubara, Hiroshima	Bihoku G.	Middle Miocene	Itoigawa et al., 1985; Nakano, 1999
<i>Hexanchus</i> sp.	Yatsuo, Toyama	Kurosedani Fm.	Middle Miocene	Itoigawa et al., 1985
<i>Hexanchus</i> sp.	Iwaki, Fukushima	Dainenji Fm.	Early Pliocene	Iwaki City Educational Board, 1989
<i>Hepranchias ezoensis</i>	Yubari, Hokkaido	Poronai G.?	Late Oligocene	Applegate and Uyeno, 1968
<i>Hepranchias</i> ? sp.	Mizunami, Gifu	Oidawara Fm.	Middle Miocene	Itoigawa et al., 1985
Hexanchidae gen. et sp. indet.	Kyonan, Chiba	Senhata Fm.	Late Miocene	Yabe and Hirayama, 1998
Squaliformes				
Echinorhinidae				
<i>Echinorhinus</i> spp.	unknown	unknown	Middle Miocene	Yabumoto and Uyeno, 1994
Centrophoridae				
<i>Centrophorus</i> sp.	Tomioka, Gunma	Obata Fm.	Middle Miocene	this paper
<i>Centrophorus</i> ? sp.	Notojima, Ishikawa	Hannoura Fm.	Middle Miocene	Itoigawa et al., 1985
<i>Deania</i> sp.	Tomioka and Annaka, Gunma	Haratajino Fm.	Middle Miocene	this paper
<i>Deania</i> spp.	unknown	unknown	Middle Miocene	Yabumoto and Uyeno, 1994
Etmopteridae				
<i>Etmopterus</i> cf. <i>E. polli</i>	Toyoshina, Nagano	Bessho Fm.	Middle Miocene	Koike and Ohe, 2001
<i>Etmopterus</i> sp.	Tomioka and Annaka, Gunma	Haratajino Fm.	Middle Miocene	this paper
Somniosidae				
<i>Somniosus (Somniosus) pacificus</i>	Minamichita, Aichi	Yamami Fm.	Early Miocene	Nishimoto and Ujihara, 1979; Nishimoto, 1993
<i>Somniosus (Rhinoscyrmus) sp.</i>	Tomioka, Gunma	Obata Fm.	Middle Miocene	this paper
<i>Centroscymnus</i> sp. A	Minamichita, Aichi	Toyohama Fm.	Early Miocene	Nishimoto and Ujihara, 1979; Nishimoto, 1993
<i>Centroscymnus</i> sp. A	Tomioka, Gunma	Niwaya Fm.	Middle Miocene	this paper
<i>Centroscymnus</i> sp. B	Tomioka, Gunma	Obata Fm.	Middle Miocene	this paper
<i>Centroscymnus</i> sp. B	Annaka, Gunma	Haratajino Fm.	Middle Miocene	this paper
<i>Scymnodon</i> cf. <i>S. ichiharai</i>	Toyoshina, Nagano	Bessho Fm.	Middle Miocene	Koike and Ohe, 2001
Dalatiidae				
<i>Dalatias licha</i>	Anan, Nagano	Ohshimojo Fm.	Early Miocene	Itoigawa et al., 1985
<i>Dalatias licha</i>	Minamichita, Aichi	Yamami Fm.	Early Miocene	Nishimoto, 1993
<i>Dalatias licha</i>	Yamagata, Yamagata	Takase Fm.	Middle Miocene	Yabe et al., 2001
<i>Dalatias licha</i>	Wajima, Ishikawa	Wajimazaki Fm.	Middle Miocene	Karasawa, 1983; Itoigawa et al., 1985
<i>Dalatias licha</i>	Shiga, Ishikawa	Sekinobana Fm.	Middle Miocene	Karasawa, 1989
<i>Dalatias licha</i>	Nanao, Ishikawa	Akaura Fm.	Middle Miocene	Nomura, 2002
<i>Dalatias licha</i>	Sanada, Nagano	Iseyama Fm.	Middle Miocene	Suzuki, 2005
<i>Dalatias licha</i>	Tomioka, Gunma	Obata Fm.	Middle Miocene	this paper
<i>Dalatias licha</i>	Tomioka and Annaka, Gunma	Haratajino Fm.	Middle Miocene	this paper
<i>Dalatias licha</i>	Yoshii, Gunma	Niwaya Fm.	Middle Miocene	this paper
<i>Dalatias licha</i>	Higashimatsuyama, Saitama	Godo Fm.	Middle Miocene	Itoigawa et al., 1985; Harada, 2001
<i>Dalatias licha</i>	Mizunami, Gifu	Oidawara Fm.	Middle Miocene	Itoigawa and Nishimoto, 1974; Itoigawa et al., 1985
<i>Dalatias licha</i>	Kyonan, Chiba	Senhata Fm.	Late Miocene	Yabe and Hirayama, 1998
<i>Dalatias licha</i>	Hayama, Kanagawa	Zushi Fm.	Late Miocene	Taru and Matsushima, 1998; Tanaka, 2001
<i>Dalatias licha</i>	Hirono, Fukushima	Dainenji Fm.	Early Pliocene	Hashimoto and Kohda, 1979; Kuga, 1985
<i>Dalatias licha</i>	Aikawa, Kanagawa	Nakatsu Fm.	Late Pliocene	Uyeno and Matsushima, 1975
<i>Dalatias licha</i>	Ts'o-chen, Tainan, Taiwan	unknown	Pliocene (probably)	Uyeno, 1978
<i>Squaliolus</i> sp.	Tomioka, Gunma	Obata Fm.	Middle Miocene	this paper
<i>Squaliolus</i> sp.	Tomioka and Annaka, Gunma	Haratajino Fm.	Middle Miocene	this paper
<i>Isistius</i> sp.	Kyonan, Chiba	Senhata Fm.	Late Miocene	Yabe and Hirayama, 1998
Lamniformes				
Pseudocarchariidae				
<i>Pseudocarcharias</i> sp.	Tomioka, Gunma	Obata Fm.	Middle Miocene	this paper
<i>Pseudocarcharias</i> sp.	Mizunami, Gifu	Oidawara Fm.	Middle Miocene	Itoigawa et al., 1985
Mitsukurinidae				
<i>Mitsukurina</i> sp.	Yoshii, Gunma	Niwaya Fm.	Middle Miocene	this paper
<i>Mitsukurina</i> ? sp.	Higashimatsuyama, Saitama	Godo Fm.	Middle Miocene	Itoigawa et al., 1985; Harada, 2001

表 2. 北東太平洋域ならびに南太平洋地域における新生代以降の主な深海性サメ類の化石記録. (a) 北東太平洋域, (b) 南太平洋域.

Table 2. Major fossil records of the Cenozoic deep-sea shark in the Northeast and South Pacific region. (a) Northeast Pacific region, (b) South Pacific region.

(a) Northeast Pacific region

Species	Locality	Age	Reference
Hexanchiformes			
Chlamydoselachidae			
<i>Chlamydoselachus garmani</i>	Oregon and California [USA]	Early Miocene	Phillips et al., 1976; Welton, 1979
? <i>Chlamydoselachus</i> sp.	California [USA]	Late Paleocene	Welton, 1979
Hexanchidae			
<i>Hexanchus microdon</i>	California [USA]	Late Paleocene	Welton, 1979
<i>Hexanchus</i> cf. <i>H. gigas</i>	California [USA]	Early Miocene	Phillips et al., 1976
<i>Hexanchus andersoni</i>	California [USA]	Middle Miocene	Welton, 1979
<i>Hexanchus griseus</i>	California [USA]	Late Pliocene	Welton, 1979
<i>Hexanchus griseus</i>	California [USA]	Late Pleistocene	Welton, 1979
<i>Hexanchus</i> aff. <i>H. griseus</i>	California [USA]	Late Pliocene	Welton, 1979
<i>Hexanchus</i> sp. A	California [USA]	Early Pliocene	Welton, 1979
<i>Hexanchus</i> sp. A	California [USA], Baja California [Mexico]	Late Pliocene	Welton, 1979
<i>Hepranchias howelli</i>	British Columbia [Canada], Oregon [USA]	Late Eocene	Welton, 1979
<i>Hepranchias</i> cf. <i>H. ancistrodon</i>	California [USA]	Late Paleocene	Welton, 1979
Squaliformes			
Echinorhinidae			
<i>Echinorhinus caspius</i>	Oregon [USA]	Late Oligocene	Welton, 1979
<i>Echinorhinus caspius</i>	Oregon [USA]	Early Miocene	Welton, 1979
<i>Echinorhinus</i> cf. <i>E. caspius</i>	California [USA]	Early Miocene	Phillips et al., 1976; Welton, 1979
<i>Echinorhinus blakei</i>	California [USA]	Middle Miocene	Welton, 1979
<i>Echinorhinus cooki</i>	California [USA]	Late Pleistocene	Welton, 1979
<i>Echinorhinus</i> sp. A	California [USA]	Early Miocene	Welton, 1979
<i>Echinorhinus</i> sp. B	Oregon and California [USA]	Early - Middle Miocene	Welton, 1979
<i>Paraechinorhinus barnesi</i>	California [USA]	Middle - Late Miocene	Welton, 1979
Centrophoridae			
<i>Centrophorus</i> sp.	Oregon [USA]	Late Eocene	Welton, 1979
<i>Centrophorus</i> sp.	California [USA]	Early Miocene	Phillips et al., 1976
Somniosidae			
<i>Scymnodon</i> sp.	California [USA]	Early Miocene	Phillips et al., 1976; Welton, 1979
<i>Scymnodon</i> sp.	California [USA]	Late Pleistocene	Welton, 1979
Dalatiidae			
<i>Isistius</i> aff. <i>I. brasiliensis</i>	California [USA]	Late Pliocene	Welton, 1979
<i>Isistius</i> aff. <i>I. triangulus</i>	California [USA]	Late Pliocene	Welton, 1979
<i>Isistius</i> sp.	California [USA]	Late Paleocene	Welton, 1979
<i>Heteroscyrnoides</i> ? sp.	California [USA]	Middle Eocene	as ? <i>Squaliolus</i> sp. in Welton, 1979
<i>Oligodalatias jordani</i>	California [USA]	Late Eocene	Welton, 1979
<i>Oligodalatias jordani</i>	Oregon [USA]	Early Oligocene	Welton, 1979
<i>Oligodalatias roederi</i>	California [USA]	Middle Eocene	Welton, 1979
Lamniformes			
Mitsukurinidae			
<i>Mitsukurina ?maslinensis</i>	California [USA]	Early Miocene	Phillips et al., 1976
<i>Mitsukurina</i> sp.	Washington [USA]	Middle Eocene	Nesbitt, 1998

(b) South Pacific region

Species	Locality	Age	Reference
Hexanchiformes			
Hexanchidae			
<i>Hexanchus agassizi</i>	South Australia [Australia]	Middle - Late Eocene	Kemp, 1991
<i>Hexanchus agassizi</i>	South Australia [Australia]	Late Oligocene	Kemp, 1991
<i>Hexanchus</i> sp.	South Australia [Australia]	Middle Eocene	Kemp, 1991
<i>Hexanchus</i> ? sp.	Victoria [Australia]	Late Paleocene	Kemp, 1991
<i>Hepranchias howelli</i>	South Australia [Australia]	Late Eocene	Kemp, 1991
Squaliformes			
Centrophoridae			
<i>Centrophorus squamosus</i>	Canterbury [New Zealand]	Early Paleocene	Keyes, 1984
<i>Centrophorus squamosus</i>	south Canterbury [New Zealand]	Middle Eocene	Keyes, 1984
<i>Centrophorus squamosus</i>	Auckland, Dunedin, north Otago and south Canterbury [New Zealand]	Late Oligocene	Keyes, 1984
<i>Centrophorus squamosus</i>	Northland, Oamuru, north Otago and south Canterbury [New Zealand]	Early Miocene	Keyes, 1984
<i>Centrophorus squamosus</i>	Gisborne [New Zealand]	Middle Miocene	Keyes, 1984
<i>Centrophorus squamosus</i>	south Hawkes Bay [New Zealand]	Late Pliocene	Keyes, 1984
Dalatiidae			
<i>Dalatias licha</i>	south Canterbury [New Zealand]	Middle Eocene	Keyes, 1984
<i>Dalatias licha</i>	Auckland, Dunedin, Gisborne Dist., north Otago and south Canterbury [New Zealand]	Late Oligocene	Keyes, 1984
<i>Dalatias licha</i>	Gisborne [New Zealand]	Early Miocene	Keyes, 1984
<i>Dalatias licha</i>	south Hawkes Bay [New Zealand]	Middle Miocene	Keyes, 1984
<i>Dalatias licha</i>	east Wellington [New Zealand]	Middle - Late Miocene	Keyes, 1984
<i>Dalatias licha</i>	Canterbury Bight [New Zealand]	Late Miocene	Keyes, 1984
<i>Dalatias licha</i>	southeast Wellington [New Zealand]	Early Pliocene	Keyes, 1984
<i>Dalatias licha</i>	Hawkes Bay [New Zealand]	Late Pliocene	Keyes, 1984
Lamniformes			
Mitsukurinidae			
<i>Mitsukurina maslinensis</i>	South Australia [Australia]	Middle Eocene	Pledge, 1967; Cappetta, 1987; Kemp, 1991
<i>Mitsukurina maslinensis</i>	South Australia [Australia]	Late Eocene	Pledge, 1967; Cappetta, 1987; Kemp, 1991

Goto *et al.*, 2004; 表1).

カグラザメ属は、深海性サメ類の中では例外的に化石記録が多く、ヨーロッパ、南北アメリカ、オーストラリア(表2b)など世界各地の白亜紀以降の地層から知られる(Cappetta, 1987). 北西太平洋域からも多数の記録がある(表1). 本論ではMusick *et al.* (2004)の現生種2種(*H. griseus*と*H. nakamurai*; Compagno, 2005)の生活様式と生息域の区分に従って、本属を深海性と見なした. カグラザメ属の化石に関しては、瑞浪層群明世層などの例のように浅海性サメ類と共産する事例が多く(糸魚川ほか, 1985), 他の深海性サメ類より高い頻度で浅海を遊泳していた可能性がある. また後期漸新世まで浅海性(もしくは外洋表層性)だった可能性も指摘されている(上野ほか, 1984).

アイザメ属では、ニュージーランドの上部白亜系から鮮新統(表2b)、チェコスロバキアの漸新統、北アメリカ・カリフォルニアの始新統と漸新統(Cappetta, 1987; 表2a)、フランスとドイツの中新統(Cappetta *et al.*, 1967; Cappetta, 1987)、ドイツの最下部中新統(Barthelt *et al.*, 1991)、フランスの鮮新統(Cappetta and Nolf, 1991)などからの化石記録がある. 糸魚川ほか(1985)は石川県の半ノ浦層(中部中新統)産出として、*Centrophorus*? sp.を挙げているが(表1)、詳細に関する記述がない. そのため富岡層群産化石は、北西太平洋域において確実にアイザメ属に同定できる唯一の化石記録である.

ヘラツノザメ属は、南極シーモア島の始新統(Long, 1992)、フランスとドイツの中新統(Cappetta, 1987)、西インド諸島バルバドスの中新統(Casier, 1966)、ジャマイカの中新統(Underwood and Mitchell, 2004)、イタリアの上部・下部中新統(Cappetta, 1987)、ベネズエラの上部中新統～下部鮮新統(Aguilera and Rodrigues de Aguilera, 2001)、フランスの鮮新統(Cappetta and Nolf, 1991)などに化石記録がある. Yabumoto and Uyeno (1994)のリストに日本の中部中新統産として*Deania* spp.が挙げられているが、記述がなく、産地等未詳である(表1). したがって、富岡層群から産出する. ヘラツノザメ属も環太平洋域では初の確実な化石記録である.

カラスザメ属は、ドイツの最下部中新統(Barthelt *et al.*, 1991)、フランスの下部・中部中新統とイタリアの上部中新統(Cappetta, 1987)、イタリアの下部鮮新統(Cigala-Fulgosi, 1986)、ベネズエラの上部中新統～下部鮮新統(Aguilera and Rodrigues de Aguilera, 2001)、そして長野県豊科町の別所層(約14 Ma)から部分的な体化石(椎体、背棘、楯鱗)が知られている(小池・大江, 2001; 表1).

オンデンザメ科のうち、オンデンザメ属の現生種は2亜属5種に分類されるが(Yano *et al.*, 2004)、化石は師崎層群(下部中新統)から産出する個体(*Somniosus* (*Sommiosus*) *pacificus*とされた標本, 西本, 1993)が最古である. その他には、ベルギーの鮮新統から産出する現生種のニシオンデンザメに比較され*S. (Somniosus) microcephalus*と同定された標本(Cappetta, 1987)、イタリアの鮮新統からの産

出で現生種のニシカエルザメに相当し*S. (Rhinoscyrmus) rostratus*とされた標本がある(Cigala-Fulgosi, 1988). また、ユメザメ属の*Centrosyrmus* sp.が、日本の師崎層群(西本, 1993)とドイツ(Barthelt *et al.*, 1991)の下部中新統から報告されている.

ヨロイザメ科のヨロイザメ属では、北西太平洋域から17の化石記録があり(表1)、その数はカグラザメ属に次ぐ. したがって、カグラザメ属と同様に、他の深海性サメ類よりも高い頻度で浅い海域を遊泳していたのかもしれない. 南太平洋域のニュージーランドでは、始新統から鮮新統に至る連続性の良い化石記録が得られている(Keyes, 1984; 表2b). その他の確実な化石記録には、フランスの中部中新統、イタリアの中新統と下部鮮新統、西インド諸島の中新統などがある(Cappetta, 1987). 同じ科のツラナガコビトザメ属の化石記録は、フランスの下部・中部中新統とイタリアの上部中新統(Cappetta, 1987)、ドイツの最下部中新統(Barthelt *et al.*, 1991)、ジャマイカの中新統(Underwood and Mitchell, 2004)の5例である. なお、アメリカ西海岸の始新統から?*Squaliolus* sp.が報告(Welton, 1999)されている. しかし、この標本は近遠心方向に長い幅広な外形をもつが、この特徴は背腹側方向に高い縦長の形態を有する*Squaliolus*と一致しないため、本属に含まれないと考えられる. むしろ同じヨロイザメ科の*Heteroscyrmnoides*の下顎歯と似る(表2a).

ミズワニ属の唯一の現生種*Pseudocarcharias kamoharai*は、熱帯から亜熱帯の外洋中層域に広く分布する(Compagno, 2005). 化石記録では、ドイツの最下部中新統の*Pseudocarcharias rigida*(Barthelt *et al.*, 1991)、イタリアの中部中新統(Cappetta, 1987; Cigala-Fulgosi, 1992)、ベネズエラの上部中新統～下部鮮新統(Aguilera and Rodrigues de Aguilera, 2001)からの*Pseudocarcharias kamoharai*、瑞浪層群生俵層(中部中新統; 糸魚川ほか, 1985)からの*Pseudocarcharias* sp.の5例がある(表1).

最後にミツクリザメ属に関しては、オーストラリアの中部ならびに上部始新統から*Mitsukurina maslinensis*(表2b)、ヨーロッパの中新統から*Mitsukurina lineata*の報告がある(Leriche, 1927; Pledge, 1967; Schultz, 1968; Cappetta, 1987; Barthelt *et al.*, 1991). アメリカ・ワシントン州の中部始新統(Nesbitt, 1998)やカリフォルニア州の上部漸新統(表2a)、アンゴラの鮮新統(Cappetta, 1987)も記録がある. 日本では埼玉県の神戸層(中部中新統)の*Mitsukurina*? sp.の報告だけである(表1, 糸魚川ほか, 1985).

北西太平洋域を含む環太平洋域における深海性サメ類の既知の化石記録は、年代が散点的で、産地も特定地域に限られている(表1, 2). 北西太平洋域(表1)では、白亜紀後期(上野・松井, 1993; 北村・川崎, 2001など)を除いた化石記録のほとんどが中新世のものであり、産地も一例(台湾)を除いて日本である. 属の構成を見ると、*Hexanchus*と*Dalatias*の2属が記録の大部分を占め、その他の分類群は後藤(1972)、糸魚川ほか(1985)、西本(1993),

Yabe and Hirayama (1999), 小池・大江 (2001) による 7 属の報告があるにすぎなかった。また、これまでに一地域から産出した最多の属数は、瑞浪層群の 5 属であった (糸魚川ほか, 1985)。したがって、富岡層群と安中層群から確認された 3 目 8 科 11 属の深海性サメ類は、種類数では北西太平洋域の化石記録の中で最も多様性が高い。

群馬から産出した 11 属のうち、*Centrophorus*, *Deania*, *Squaliolus*, *Mitsukurina* の 4 属は北西太平洋域における初めての記録であり、*Somniosus* と *Centroscymnus* 属の産出は中新統産の化石としては師崎層群 (西本, 1993) に次いで世界で二例目の記録である。*Etmopterus*, *Pseudocarcharias* も北西太平洋域を含む環太平洋域における二例目の記録である。

現生深海性サメ類群集との比較

現在、北西太平洋域では 35 属の深海性サメ類が知られている。主に東北の太平洋沖以南に分布するが、構成属は海域ごとに差異がある (図 6)。中でも静岡県沖の駿河湾からは最多の 24 属が確認され (田中, 1981; 塩原, 1983; Shinohara and Matsuura, 1997), 群馬の化石群を構成する全 11 属を含む。この 24 属の生活様式 (表 3; Musick *et al.*, 2004 による) の内訳は底遊泳性 (Benthopelagic) が 17 属 (化石 9 属), 遊泳性 (Pelagic) が 2 属 (化石 2 属) である。現生群集ではトラザメ科 (Scyliorhinidae) やオシザメ科 (Pseudotriakidae) など底生の 5 属が知られているが、化石群集にはみつからない。化石の 11 属は全て深海性で、この中には深海で捕獲された例 (Kamohara, 1964) はあるが、Musick *et al.* (2004) によって沿岸性とみなされた種類 (エビスザメ属 (*Notorynchus*) とタイワンザメ属 (*Proscyllium*)) は含まれていない。よって、この化石群集は、底遊泳性と遊泳性の生活様式を持つ深海性サメ類により構成されているといえる。

もちろん、現生の深海性サメ類では、地形や水深によって種ごとに独自の生活場所が形成される事例 (小林, 1986) や、同一種でも成長に伴って生活深度が深くなる事例 (馬場ほか, 1987) も知られている。つまり同じ上部漸深海帯であっても、駿河湾に生息する深海性サメ類 24 属が同じ場所や水深で生息しているとは限らない。しかし、これまで述べてきたように、既知の化石ならびに現生の深海性サメ類の属組成から判断すると、中期中新世前期には、現生群集と類似した深海性サメ類群集が北西太平洋域に存在していたものと推測される。なお師崎層群 (下部中新統) からは *Somniosus*, *Centroscymnus*, *Dalatis* の 3 属が産出している (西本, 1993)。よって、この群集の存在は前期中新世までさかのぼれる可能性が高い。

北西太平洋域の海況変遷と深海性サメ類群集の形成過程

化石群 11 属の現生種は、オンデンザメ亜属を除いた全種類が赤道を中心とした熱帯-亜熱帯-暖温帯海域に主に分布し、日本列島付近など北緯 40° 付近の海域がその北

限に相当する (Compagno, 1984a, b)。それらの中には汎世界的に分布する種類と局所的に分布する種類とが混在するが、寒帯海域に分布するものはない。

表層性の魚類では、こうした熱帯から暖温帯海域に分布している種類は南方系と呼ばれ、テチス海で発展し、その後分断された諸海域でそれぞれ進化したものと考えられている (中坊, 2000)。現生種の分布を考慮すると、深海性サメ類の初期進化の場も南方系魚類と同様にテチス海であった可能性があり、白亜紀後期以降の大陸分布やそれに関連した海況変化によって、地域的な絶滅などを経て、現在の分布パターンが形成された (Reif and Saure, 1987) と考えられる。

前項で、中期中新世前期の日本の周辺海域に、すでに現生深海サメ類群集と類似した群集が存在したことを述べたが、この群集の確立に最も影響を及ぼした海況変化として考えられるのが、インドネシア海路の閉鎖である (Hall, 1998; Ogasawara, 2002; 図 7)。ユーラシア大陸とオーストラリア大陸との間に位置するインドネシア海路は、中新世の約 17 ~ 10 Ma の間だけ閉鎖していたとされている (野村ほか, 1997)。ところが深海環境に着目すると、既に前期中新世の時点で分断が生じており (Hall, 1998)、底遊泳性の生活様式を主とする深海性サメ類のインド洋と西太平洋域との自由な往来と生息が可能だった時期は、後期漸新世までであったと推定される。そして後期中新世以降、インドネシア海路一帯には深海性サメ類の生息には不適な広範な浅海環境が構築されたため、インド洋-西太平洋の間で分断が確立したと考えられる。また、太平洋と周辺海域の中新世以降の海況変遷から考えると、中央アメリカ海路や北極海等の他の経路を通して深海性サメ類が大規模に太平洋へ進入し、それらが北西太平洋域へ移動してきたと想定することは困難である。

以上のことから、富岡層群・安中層群をはじめ、北西太平洋域から確認された中新統産深海性サメ類化石群は、北西太平洋海域に現在分布する深海性サメ類群集の概要が中新世に既に形成されていた可能性を示唆している。そしてこの群集の確立には、漸新世後期から中新世にかけて生じたインドネシア海路の閉鎖に伴う分断・隔離が関与していた可能性が指摘できる。

結論

1. 中部日本、群馬県南西部に分布する中新統の富岡層群と安中層群から、3 目 8 科 11 属 12 種の深海性サメ類を確認した。内訳は富岡層群小幡層から 8 属 8 種、富岡層群原田篠層から 6 属 6 種、安中層群庭谷層から 4 属 4 種で、北西太平洋域からこれだけ多様な深海性サメ類化石が確認されたのは初めてである。さらに 4 属 (*Centrophorus*, *Deania*, *Squaliolus*, *Mitsukurina*) は北西太平洋地域で初めて、2 属 (*Etmopterus*, *Pseudocarcharias*) は環太平洋域で二例目の化石記録である。また (*Somniosus* 属

		MIDDLE MIOGENE			RECENT						
		TOMIOKA Group		ANNAKA Group	Off Ibaraki	Sagami Bay	Suruga Bay	Kumano nada	Tosa Bay	Okinawa Trough	
		Obata Fm.	Haratajino Fm.	Niwaya Fm.	Funahashi et al., 1996	Ebisawa and Taniuchi, 2001, 2002; Senou, 2002	Tanaka, 1981; Shiobara, 1983; Shinohara and Matsuura, 1997	Kobayashi, 1986; Tsukada & Suzuki, 1999	Kamohara, 1964; Shinohara et al., 2001	Yano, 1999	
Hexanchiformes	Chlamydoselachidae										
	<i>Chlamydoselachus</i>	●	●	—	●	●	●	—	—	●	
	Hexanchidae										
	<i>Hexanchus</i>	●	—	—	●	—	—	—	●	●	
	<i>Notorynchus</i>	—	—	—	—	—	●	—	●	—	
Squaliformes	Heptranchidae										
	<i>Heptranchias</i>	—	—	—	●	●	●	—	●	●	
	Echinorhinidae										
	<i>Echinorhinus</i>	—	—	—	—	—	—	●	●	—	
	Squalidae										
Orectolobiformes	<i>Squalus</i>	—	—	—	●	●	●	—	●	●	
	<i>Cirrhigaleus</i>	—	—	—	—	●	●	—	—	●	
	Centrophoridae										
	<i>Centrophorus</i>	●	—	—	●	●	●	●	●	●	
	<i>Deania</i>	—	●	●	—	●	●	●	●	●	
	Etmopteridae										
	<i>Etmopterus</i>	—	●	—	●	●	●	●	●	●	
	<i>Centroscyllium</i>	—	—	—	●	●	●	●	●	●	
	<i>Trigonognathus</i>	—	—	—	—	—	—	●	●	—	
	Somniosidae										
	<i>Somniosus</i>	●	—	—	●	●	●	—	●	—	
	<i>Centroscymnus</i>	—	—	●	—	●	●	●	●	●	
	? <i>Centroscymnus</i>	●	●	—	?	?	?	?	?	?	
	<i>Scymnodon</i>	—	—	—	—	—	●	●	—	—	
	<i>Zameus</i>	—	—	—	—	●	●	—	●	●	
Oxynotidae											
<i>Oxynotus</i>	—	—	—	—	●	●	—	—	—		
Dalatiidae											
<i>Dalatias</i>	●	●	●	●	●	●	●	●	—		
<i>Squaliolus</i>	●	●	—	●	●	●	—	—	●		
<i>Isistius</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	●		
Orectolobiformes	Parascylliidae										
	<i>Cirrhoscyllium</i>	—	—	—	—	—	—	—	●	●	
	Orectolobidae										
	<i>Orectolobus</i>	—	—	—	—	—	—	—	●	●	
Orectolobiformes	Hemiscylliidae										
	<i>Chiloscyllium</i>	—	—	—	—	—	—	—	●	●	
Lamniformes	Mitsukurinidae										
	<i>Mitsukurina</i>	—	—	—	—	●	●	●	●	—	
	Pseudocarchariidae										
<i>Pseudocarcharias</i>	●	—	—	—	●	●	—	●	—		
Carcharhiniformes	Scyliorhinidae										
	<i>Cephaloscyllium</i>	—	—	—	●	●	●	●	●	●	
	<i>Galeus</i>	—	—	—	—	●	●	—	●	●	
	<i>Paramaturus</i>	—	—	—	—	●	—	●	●	●	
	<i>Apristurus</i>	—	—	—	—	●	●	●	●	●	
	<i>Halaelurus</i>	—	—	—	—	—	—	—	●	●	
	<i>Scyliorhinus</i>	—	—	—	●	—	●	—	●	●	
	Proscylliidae										
	<i>Proscyllium</i>	—	—	—	—	—	—	—	●	●	
	Pseudotriakidae										
	<i>Pseudotriakis</i>	—	—	—	—	—	●	●	—	●	
	Triakidae										
	<i>Mustelus</i>	—	—	—	●	—	—	●	●	●	

図6. 北西太平洋域の現生深海性サメ類との比較。現在の各地域の分類学的情報は以下の文献を参照した；Kamohara (1964), 田中 (1981), 塩原 (1983), 小林 (1986), 舟橋ほか (1996), Shinohara and Matsuura (1997), 塚田・鈴木 (1999), Yano (1999), Shinohara et al. (2001), 海老沢・谷内 (2001, 2002), 瀬能 (2002)。

Fig. 6 Comparison with living deep-sea sharks in the Northwest Pacific region. Recent taxonomical data of each area are referred to as follows; Kamohara (1964), Tanaka (1981), Shiobara (1983), Kobayashi (1986), Funahashi et al. (1996), Shinohara and Matsuura (1997), Tsukada and Suzuki (1999), Yano (1999), Shinohara et al. (2001), Ebisawa and Taniuchi (2001, 2002) and Senou (2002).

表 3. 北西太平洋域の深海性サメ類の生活様式と主な生息域 (Musick *et al.*, 2004 を修正).Table 3. The Mode of life and main habitat of deep-sea sharks in the Northwest Pacific region. (Modified from Musick *et al.*, 2004)

Family and Genus	Gunma (Fossil)	Suruga Bay (Recent)	Mode of life	Main habitat	Notes
Chlamydoselachidae					
<i>Chlamydoselachus</i>	◆	●	Benthopelagic	Bathyal	
Hexanchidae					
<i>Hexanchus</i>	◆	●	Benthopelagic	Bathyal	
<i>Notorynchus</i>	-	●	Benthopelagic	Coastal	*1
Heptanchidae					
<i>Heptanchias</i>	-	●	Benthopelagic	Bathyal	
Echinorhinidae					
<i>Echinorhinus</i>	-	-	Benthopelagic	Bathyal	
Squalidae					
<i>Squalus</i>	-	●	Benthopelagic	Bathyal / Coastal	*2
<i>Cirrhigaleus</i>	-	●	Benthopelagic	Bathyal	
Centrophoridae					
<i>Centrophorus</i>	◆	●	Benthopelagic	Bathyal	
<i>Deania</i>	◆	●	Benthopelagic	Bathyal	
Etmopteridae					
<i>Etmopterus</i>	◆	●	Benthopelagic	Bathyal	
<i>Centroscyllium</i>	-	●	Benthopelagic	Bathyal	
<i>Trigonognathus</i>	-	-	Benthopelagic	Bathyal	
Somniosidae					
<i>Somniosus</i>	◆	●	Benthopelagic	Bathyal/Coastal	*3
<i>Centroscymnus</i>	◆	●	Benthopelagic	Bathyal	
<i>Scymnodon</i>	-	●	Benthopelagic	Bathyal	
<i>Zameus</i>	-	●	Benthopelagic	Bathyal/Coastal	*4
Oxynotidae					
<i>Oxynotus</i>	-	●	Benthic	Bathyal/Coastal	*4
Dalatiidae					
<i>Dalatias</i>	◆	●	Benthopelagic	Bathyal	
<i>Squaliolus</i>	◆	●	Pelagic	Oceanic	
<i>Isistius</i>	-	-	Pelagic	Oceanic	
Parascylliidae					
<i>Cirrhoscyllium</i>	-	-	Benthic	Coastal /Bathyal	*5
Orectolobidae					
<i>Orectolobus</i>	-	-	Benthic	Coastal /Bathyal	*5
Hemiscylliidae					
<i>Chiloscyllium</i>	-	-	Benthic	Coastal	*1
Mitsukurinidae					
<i>Mitsukurina</i>	◆	●	Benthopelagic	Bathyal	
Pseudocarchariidae					
<i>Pseudocarcharias</i>	◆	●	Pelagic	Oceanic	
Scyliorhinidae					
<i>Cephaloscyllium</i>	-	●	Benthic	Coastal /Bathyal	*5
<i>Galeus</i>	-	●	Benthic	Coastal /Bathyal	*5
<i>Paramaturus</i>	-	-	Benthic	Coastal /Bathyal	*5
<i>Apristurus</i>	-	●	Benthic	Coastal /Bathyal	*5
<i>Halaehurus</i>	-	-	Benthic	Coastal /Bathyal	*5
<i>Scyliorhinus</i>	-	●	Benthic	Coastal /Bathyal	*5
Proscylliidae					
<i>Proscyllium</i>	-	-	Benthic	Coastal	*1
Pseudotriakidae					
<i>Pseudotriakis</i>	-	●	Benthopelagic	Bathyal	
Triakidae					
<i>Mustelus</i>	-	-	Benthopelagic	Coastal /Bathyal	*5

◆: occurrence from Gunma Prefecture (fossil); ●: Suruga Bay (recent)

-: no occurrence from Gunma Prefecture (fossil) and/or Suruga Bay (recent)

*1 These genera mostly live in coastal habitat.

*2 Some species only live in coastal habitat.

*3 The populations of *S. (Somniosus)* at the polar zone live in coastal habitat.

*4 Most species live in bathyal habitat.

*5 Most species live in coastal habitat.

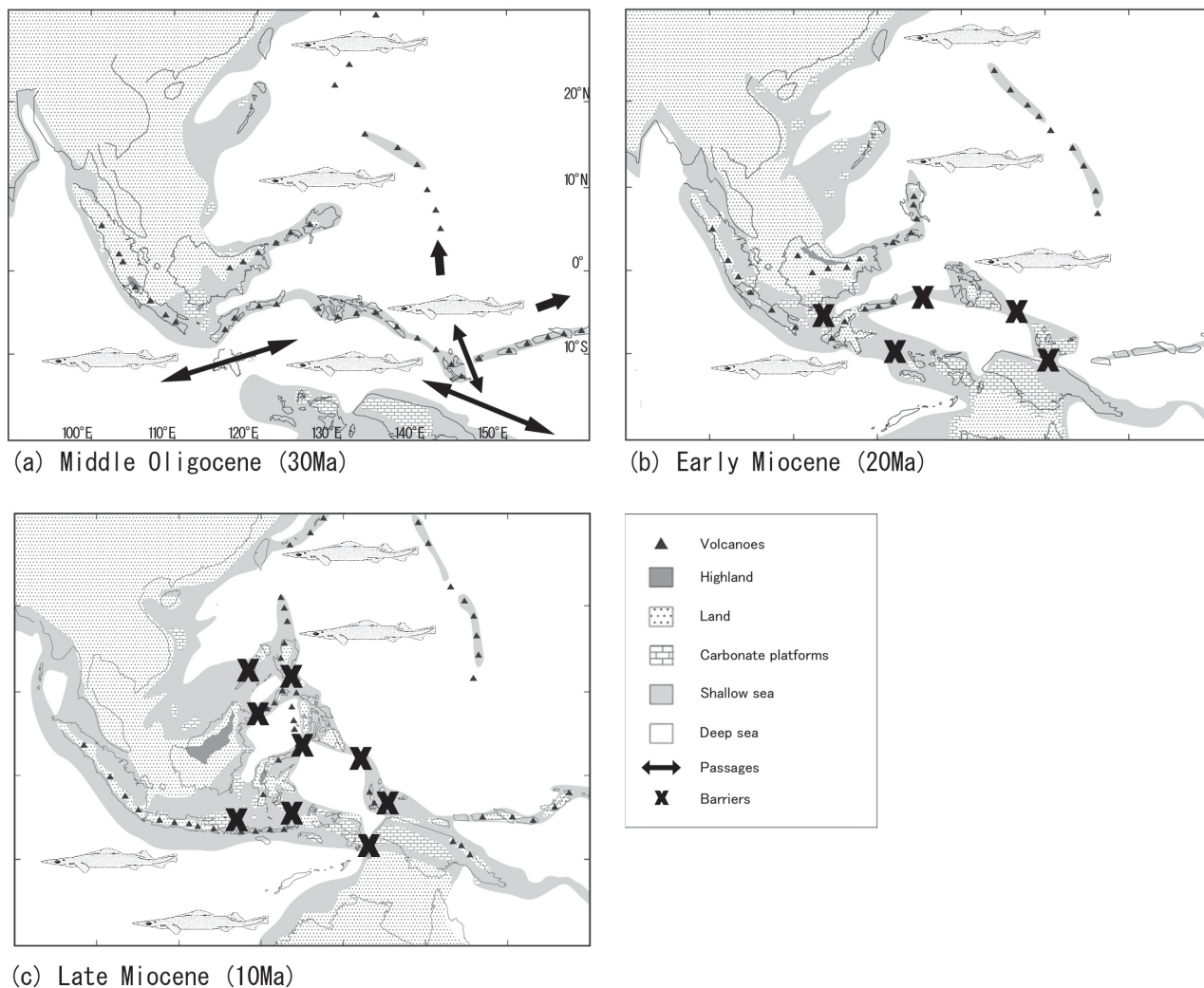


図7. 漸新世-中新世のインドネシア海路の閉鎖と北西太平洋域の深海性サメ類群集の形成との関係。古地理図と深海性サメ類の図はそれぞれ Hall (1998), Compagno (1984a) による。

Fig. 7. Relationship between the closure of the Indonesian Seaway in Oligo-Miocene time and the formation of the deep-sea shark assemblages in the Northwest Pacific region. (a) Middle Oligocene, (b) Early Miocene and (c) Late Miocene. Paleogeographic maps and illustration of the deep-sea shark are modified from Hall (1998) and Compagno (1984a), respectively.

と *Centroscyrmus* 属) は、中新統産としてはそれぞれ世界で二例目と三列目の記録である。

2. サメ類化石産出層の堆積環境は、岩相、底生有孔虫、各種大型化石から外部浅海帯以深～中部漸深海帯上部であると推定され、深海性サメ類化石 11 属の現生種の生息深度と調和的である。このことから、中期中新世前期の北西太平洋海域に現生群集と類似した深海性サメ類群集が存在していたことが示唆される。

3. 日本の中新統産深海性サメ類化石群の存在によって、北西太平洋海域における現生の深海性サメ類群集の概要が中新世にすでに形成されていた可能性が示唆され、この群集の確立には、漸新世後期から中新世にかけて生じたインドネシア海路の閉鎖に伴う分断・隔離が関与していた可能性が指摘できる。

謝辞

標本収集では、石原克彦、高山義孝、清水勝、須藤豊、山澤隆、中島一、上村英雄、黒崎さくら、森平利政、北川真理子、金子稔(敬称略、以下同じ)の諸氏の協力を仰いだ。比較標本の観察では、田中彰(東海大学海洋学部)、上野輝彌、真鍋真(以上、国立科学博物館地学研究部)、柄沢宏明(瑞浪市化石博物館)、S. A. Mcleod, G. T. Takeuchi, W. Xiaoming, L. M. Chiappe(以上 Natural History Museum of Los Angeles County)の諸氏にお世話になった。栗原行人氏には共産貝類化石の分類や生態について教えていただいた。文献収集では松浦啓一、篠原現人(以上、国立科学博物館動物研究部)、後藤仁敏(鶴見大学短期大学部)、平山廉(早稲田大学)、山岸悠(元東京大学大学院)、F. Cigala-Fulgosi (Universita di Parma) など多くの方々にお世話になった。特に瑞浪市化石

博物館には、同館所蔵の西本博行氏(故人)の収集文献を閲覧させていただいた。K. Shimada (United States), F. Pfeil (Germany), J. Kriwet (Germany) の諸氏からは多くの助言をいただいた。執筆の際には茨城大学理学部の安藤寿男、群馬県立自然史博物館の長谷川善和の両先生から多くの助言と激励や原稿の閲読を受けた。群馬県立自然史博物館の職員諸氏、茨城大学の諸先生方、学生諸氏には、研究にあたって様々な援助をいただいた。また本論は、2名の査読者ならびに化石編集委員長の西弘嗣氏からの指摘により大幅に改善された。本研究の一部には財団法人日本科学協会の笹川科学研究助成による援助を得た。以上の方々に御礼申し上げる。

文 献

- Adnet, S. and Cappetta, H., 2001. A palaeontological and phylogenetical analysis of squaliform sharks (Chondrichthyes: Squaliformes) based on dental characters. *Lethaia*, **34**, 234-248.
- Aguilera, O. and Rodrigues de Aguilera, D., 2001. An exceptional coastal upwelling fish assemblage in the Caribbean Neogene. *Journal of Paleontology*, **75** (3), 732-742.
- Applegate, S. and Uyeno, T., 1968. The first discovery of a fossil tooth belonging to the shark genus *Heptranchias*, with a new *Pristiophorus* spine, both from the Oligocene of Japan. *Bulletin of the National Science Museum, Tokyo*, (11), 195-200.
- 馬場 治・谷内 透・能勢幸雄, 1987. 銚子沖産小型ツノザメ類3種の生息水深と食性. 日本水産学会誌, **53**, 417-424.
- Barthelt, D., Fejfar, O., Pfeil, F. H. and Unger, E., 1991. Notizen zu einem Profil der Selachier-Fundstelle Walbertweiler im Bereich der miozänen Oberen Meeresmolasse Süddeutschlands. *Münchener Geowissenschaftliche Abhandlungen, Reihe A*, (19), 195-208.
- Cappetta, H., 1987. *Chondrichthyes II. Mesozoic and Cenozoic Elasmobranchii*. In H. P. Schultze ed., *Handbook of Paleichthyology 3B*, 1-193. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart - New York.
- Cappetta, H., Granier, J. and Ledoux, J. C., 1967. Deux faunes de sélaciens du Miocène méditerranéen de France et leur signification bathymétrique. *Comptes rendus sommaires des séances de la Société Géologique de France, Paris*, 1967, (7), 292-293.
- Cappetta, H. and Nolf, D., 1991. Les selachiens du pliocène inférieur de Le-Puget-Sur-Argens (Sud-est de la France). *Palaeontographica, Abteilung A*, **218**, 49-67.
- Casier, E., 1966. Sur la faune ichthyologique de la Formation de Bissex Hill et de la Série océanique, de l'île de la Barbade, et sur l'âge de ces formations. *Eclogae Geologicae Helvetiae*, **59**, 493-515.
- Cigala-Fulgosi, F., 1986. A deep water elasmobranch fauna from a Lower Pliocene outcropping (Northern Italy). In Uyeno, T., Arai, R., Taniuchi, T. and Matsuura, K. eds., *Indo-Pacific Fish Biology: Proceedings of the Second International Conference on Indo-Pacific Fishes*, 133-139. Ichthyological Society of Japan, Tokyo.
- Cigala-Fulgosi, F., 1988. Additions to the Pliocene fish fauna of Italy. Evidence of *Somniosus rostratus* (Risso, 1826) from the foothills of the Northern Apennines (Parma Province, Italy) (Chondrichthyes, Squalidae). *Tertiary Research*, **10**, 101-106.
- Cigala-Fulgosi, F., 1992. Addition to the fish fauna of the Italian Miocene. The occurrence of *Pseudocarcharias* (Chondrichthyes, Pseudocarchariidae) in the lower Serravallian of Parma Province, Northern Apennines. *Tertiary Research*, **14**, 51-60.
- Compagno, L. J. V., 1984a. FAO species catalogue. vol. 4. Sharks of the world. An annotated and illustrated catalogue of shark species known to date. Part 1. Hexanchiformes to Lamniformes. *FAO Fisheries Synopsis*, (125), **4**, 1-249.
- Compagno, L. J. V., 1984b. FAO species catalogue. Vol. 4. Sharks of the world. An annotated and illustrated catalogue of shark species known to date. Part 2. Carcharhiniformes: *FAO Fisheries Synopsis*, (125), **4**, 251-655.
- Compagno, L. J. V., 2005. Checklist of Living Chondrichthyes. In Hamlett, W. C. ed., *Reproductive Biology and Phylogeny of Chondrichthyes*, 503-548, Science Publishers, Inc., New Hampshire.
- 海老沢明宏・谷内 透, 2001. 相模湾産深海性軟骨魚類に関する若干の知見. 日本板鰐類研究会報, (37), 12-20.
- 海老沢明宏・谷内 透, 2002. 相模湾で漁獲される深海性軟骨魚類. 日本板鰐類研究会報, (38), 14-19.
- 舟橋正隆・池澤広美・國府田良樹・的場伸一・新井 賢・滝本秀夫・久松正樹, 1996. 付録 世界のサメ類分類表及び主要展示資料一覧. 第7回企画展 鮫・太古からの使者図録, 61-71, 茨城県自然博物館, 岩井市.
- 後藤仁敏, 1972. 日本産の化石軟骨魚類についての一総括. 地質学雑誌, **78**, 585-600.
- 後藤仁敏・小林二三雄・大沢澄可, 1978. 群馬県富岡市から発見されたアオザメ属の歯の化石について(予報). 地質学雑誌, **84**, 271-272.
- 後藤仁敏・小林二三雄・大沢澄可, 1983. 群馬県安中市の吉井層(中新世中期)から発見された化石巨大鮫 *Carcharodon megalodon* の歯群について(予報). 地質学雑誌, **89**, 597-598.
- Goto, M. and the Japanese Club for Fossil Shark Tooth Research, 2004. Tooth remains of chlamydoselachian sharks from Japan and their phylogeny and paleoecology. *Earth Science (Chikyu Kagaku)*, **58**, 361-374.
- 群馬県地質図作成委員会, 1999. 群馬県10万分の1地質図, 114p.+地質図, 内外地図株式会社, 東京.
- Hall, R., 1998. The plate tectonics of Cenozoic SE Asia and the distribution of land and Sea. In Hall, R. and Holloway, J. D. eds., *Biogeography and Geological Evolution of SE Asia*, 99-131. Backbuys Publishers, Leiden.
- 原田吉樹, 2001. 埼玉県比企南丘陵の中新世板鰐類化石. 地学研究, **50**, 15-36.
- 長谷川善和・高桑祐司・野村正弘・黒澤利衛・須藤 豊・高山義孝, 2000. 富岡層群庭谷層上部(中部中新統)から発見された東柱目化石. 群馬県立自然史博物館研究報告, (4), 57-66.
- 橋本一雄・國府田良樹, 1979. 広野町ニッ沼産第三系板鰐類化石. 平地学同好会会報特別号, 67-75. 平地学同好会, いわき市.
- Herman, J., Hovestadt-Euler, M. and Hovestadt, D. C., 1989. Part A: Selachii. No.3: Order: Squaliformes. Families Echinorhinidae, Oxynotidae and Squalidae. In Stehmann, M. ed., *Contributions to the study of the comparative morphology of teeth and other relevant ichthyodorulites in living supraspecific taxa of Chondrichthyan fishes*, *Bulletin de l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique, Biologie*, **59**, 101-157.
- Herman, J., Hovestadt-Euler, M. and Hovestadt, D. C., 1994. Addendum to Part A. No.1: Order: Hexanchiformes - Hexanchidae. In Stehmann, M. ed., *Contributions to the study of the comparative morphology of teeth and other relevant ichthyodorulites in living supraspecific taxa of Chondrichthyan fishes*, *Bulletin de l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique, Biologie*, **64**, 147-163.
- Hickman, C. S., 1984. Composition, structure, ecology, and evolution of six Cenozoic deep-water mollusk communities. *Journal of Paleontology*, **58**, 1215-1234.
- 鯨川淳二・西本博行, 1974. 瑞浪層群の軟骨魚類化石群集. 瑞浪市化石博物館研究報告, (1), 243 ~ 262.
- 糸川川淳二・西本博行・柄澤宏明・奥村好次, 1985. 瑞浪層群の化石3. サメ・エイ類(板鰐類). 瑞浪市化石博物館専報, (5), 89pp.
- いわき市教育委員会, 1989. 板鰐類化石. 財団法人いわき市教育文化事業団編, いわき市四倉町産出鯨類化石発掘調査報告書, 10, いわき市教育委員会, いわき市.
- Kamohara, T., 1964. Revised catalogue of fishes of Kochi Prefecture, Japan. *Report of Usa Marine Biological Station*, (11),

- 1-99.
- 金子正彦・藤井孝二・高山義孝・坂本 治, 1997. 秩父盆地中新統産の315個の歯化石にもとづくカグラザメ属 *Hexanchus* sp. の歯列解析. 埼玉県立自然史博物館研究報告, (15), 17-32.
- 柄沢宏明, 1983. 能登半島の中新統から産した板鰐類化石. 瑞浪市化石博物館研究報告, (10), 185 ~ 191.
- Karasa, H., 1989. Late Cenozoic Elasmobranchs from the Hokuriku district, central Japan. *Science Report of Kanazawa University*, **34**, 1-57.
- 加藤久佳, 2001. 富岡層群より産する十脚甲殻類化石. 群馬県立自然史博物館研究報告, (5), 9-18.
- Kemp, N. R., 1991. Chondrichthyans in the Cretaceous and Tertiary of Australia. In Vickers-Rich, P., Monaghan, J. M., Baird, R. F. and Rich, T. H. eds., *Vertebrate Palaeontology of Australasia*, 497-568. Pioneer Design Studio, Lilydale.
- Keyes, I. W., 1984. New records of fossil elasmobranch genera *Megascyliorhinus*, *Centrophorus*, and *Dalatis* (Order Selachii) in New Zealand. *New Zealand Journal of Geology and Geophysics*, **27**, 203-216.
- 北村直司・川崎信司, 2001. 熊本県上部白亜系姫浦層群樋之島層から新たに発見された板鰐類化石. 熊本市立熊本博物館館報, (13), 41-49.
- 小林 裕, 1986. 熊野灘海域の深海性サメ類に関する研究. 三重大学水産研究報告, (13), 25-133.
- 小池伯一・大江文雄, 2001. サメ類の全身の化石 別所層産の深海ザメの化石を中心として. 日本古生物学会 2001 年年会講演予稿集, 153.
- Konda, I., 1980. Benthonic foraminiferal biostratigraphy of the standard areas of Middle Miocene in the Pacific side province, central Japan. *Memoirs of Faculty of Sciences of Kyoto University, Series Geology and Mineralogy*, **47**, 1-42.
- 久家直之, 1985. 日本の第三紀板鰐類群集について. 地団研専報, (30), 37-44.
- Kurihara, Y., 2000. Middle Miocene deep-water mollusks of the Haratajino Formation in the Isobe district, the Annaka-Tomioka area, Gunma Prefecture, central Japan. *Bulletin of Gunma Museum of Natural History*, (4), 1-22.
- Kurihara, Y., 2002. First occurrence of deep-water bivalve *Halicardia* (Verticordiidae) from the Miocene of Gunma, central Japan with a discussion on its life orientation. *Bulletin of Gunma Museum of Natural History*, (6), 33-38.
- Leriche, M., 1927. Les poissons de la Molasse Suisse. *Mémoires de la Société Paléontologique Suisse*, (46), 1-55.
- Long, D. J., 1992. Sharks from the La Meseta Formation (Eocene), Seymour Island, Antarctic Peninsula. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **12**, 11-32.
- Matsumaru, K., 1967. Geology of the Tomioka Area, Gunma Prefecture, with a note on "*Lepidocyclina*" from the Abuta Limestone Member. *Science Report of the Tohoku University, 2nd Series (Geology)*, **39**, 113-147.
- Musick, J. A., Harbin, M. M. and Compagno, L. J. V., 2004. Historical zoogeography of the Selachii. In Carrier, J. C., Musick, J. A., and Heithaus, M. R. eds., *Biology of Sharks and Their Relatives*, 33-78, CRC Press LLC, Boca Raton.
- 中坊徹次, 2000. 魚類概説 第二版. 中坊徹次編, 日本産魚類検索全種の同定 第二版, xx-xliv, 東海大学出版会, 東京.
- 中野雄介, 1999. 中新統備北層群から産出した板鰐類化石群. 島根大学地球資源環境学術研究報告, (18), 109-125.
- Nesbitt, E. A., 1998. Marine Fauna of the Middle Eocene Tukwila Formation, King County. *Washington Geology*, **26**, 13-19.
- 西本博行, 1993. 軟骨魚類 (Chondrichthyes). 東海化石研究会編, 師崎層群の化石, 157-167, 東海化石研究会, 名古屋.
- 西本博行・氏原 温, 1979. 中新統備北層群の板鰐類化石群集. 瑞浪市化石博物館研究報告, (6), 53 ~ 64.
- 野村律夫・瀬戸浩二・西 弘嗣・竹村厚司・岩井雅夫・本山 功・丸山俊明, 1997. インド洋の新生代古海洋ーモンスーン発達以前
の古海洋の変遷ー. 地質学雑誌, **103**, 280-303.
- 野村正純, 2002. 岩屋化石動物群シリーズ, その7: 中期中新統七尾石灰質砂岩層産のサメの歯の化石について. 七尾市少年科学館研究報告, (6), 1-56.
- Ogasawara, K., 2002. Responses of Japanese Cenozoic mollusks to Pacific gateway events. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, **19**, 206-214.
- 小笠原憲四郎・増田孝一郎, 1989. 東北地方新第三系貝類化石の古水深指標とその適用. 地質学論集, (32), 217-227.
- 大石雅之・高橋雅紀, 1990. 群馬県高崎地域に分布する中新統一特に庭谷不整合形成過程についてー. 東北大学理学部地質学古生物学教室研究邦文報告, (92), 1-17.
- Pfeil, F. H., 1983. Zahnmorphologische Untersuchungen an rezenten und fossilen Haien der Orenungen Chlamydoselachiformes und Echinorhiniformes. *Palaeo Ichthyologica*, (1), 1-315.
- Phillips, F. J., Welton, B. and Welton, J., 1976. Paleontologic studied of the middle Tertiary Skooner Gulch and Gallaway Formations at Point Arena, California. *The Neogene Symposium*, Society of Economic Paleontologists and Mineralogists, Pacific Section, San Francisco, California. 137-154.
- Pledge, N. S., 1967. Fossil Elasmobranch teeth of South Australia and their stratigraphic distribution. *Transactions of the Royal Society of South Australia*, **91**, 135-160.
- Reif, W-E. and Saure, C., 1987. Shark biogeography: Vicariance is not even half the story. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*, **175**, 1-17.
- Schultz, O., 1968. Die selachierfauna (Pisces, Elasmobranchii) aus dem phosphoritsanden (Imter-Miozan) von Plesching bei Linz, Ober-osterteich. *Naturkundliches Jahrbuch der Stadt Linz*, (14), 61-102.
- 瀬能 宏, 2002. 相模湾産軟骨魚類分類表. 樽創・瀬能宏・田口公則編, 特別展 ザ・シャーク 図録, 48-49, 神奈川県立生命の星・地球博物館, 小田原.
- Shinohara, G., Endo, H., Matsuura, K., Machida, Y. and Honda, H., 2001. Annotated Checklist of the Deepwater Fishes from Tosa Bay, Japan. *National Science Museum Monographs*, (20), 283-343.
- Shinohara, G. and Matsuura, K., 1997. Annotated Checklist of Deep-water Fishes from Suruga Bay, Japan. *National Science Museum Monographs*, (12), 169-318.
- 塩原美敏, 1983. 東海大学海洋科学博物館所蔵の駿河湾産板鰐類標本. 日本板鰐類研究会報, (16), 11-15.
- 鈴木秀史, 2005. 長野県真田町本原の中部中新統伊勢山層から産出したヨロイザメの歯化石について. 地球科学, **59**, 383-388.
- 鈴木 直, 1991. 板鰐類化石. いわき市教育文化事業団編, 石城層動物化石発掘調査報告書, 9-11, いわき市教育委員会, いわき市.
- 高橋雅紀・林 広樹, 2004. 群馬県富岡地域に分布する中新統の地質と複合年代層序. 地質学雑誌, **110**, 175-194.
- 高桑祐司, 2005. 群馬県南西部に分布する富岡層群 (中新統) 産出の *Carcharodon megalodon* (軟骨魚綱, ネズミザメ科). 群馬県立自然史博物館研究報告, (9), 73-86.
- 高桑祐司・福澤宗治・森平利政・黒澤利衛・中島 一, 2002. 群馬県安中市・富岡市・吉井町の富岡層群 (中期中新世) から産出したゴカクウミユリ科化石. 群馬県立自然史博物館研究報告, (6), 45-52.
- 高桑祐司・後藤仁敏・長谷川善和・山澤 隆・高山義孝・清水 勝, 2001. 群馬県富岡市および安中市の富岡層群 (下部~中部中新統) から産出したラブカ属 (軟骨魚綱・板鰐亜綱) の歯化石. 群馬県立自然史博物館研究報告, (5), 19-30.
- 高桑祐司・高山義孝・北川真理子, 2003. 群馬県の中新統, 富岡層群原市層産サメ類化石2種. 群馬県立自然史博物館研究報告, (7), 101-104.
- 高桑祐司・塚越 哲, 2005. 群馬県安中市に分布する富岡層群原田篠層 (中部中新統) 産出の貝形虫化石. 群馬県立自然史博物館研究報告, (9), 87-92.
- 田中 彰, 1981. 駿河湾産のサメ類, 特に *Squalidae* ツノザメ科に

- ついて. 日本板鰓類研究会報, (13), 120-122.
- 田中 猛, 2001. 三浦半島の三浦層群より産出した板鰓類化石. 神奈川自然誌資料, (22), 73-80.
- 樽 創・松島義章, 1998. 神奈川県内産軟骨魚類化石リスト その1 - 神奈川県立生命の星・地球博物館収蔵資料 -. 神奈川自然史資料, (19), 117-121.
- 塚田 修・鈴木 清, 1999. 熊野灘沿岸の巻き網で採集された希少サメ類. 月刊海洋号外, (16), 64-70.
- Underwood, C. J. and Mitchell, S. F., 2004. Sharks, bony fishes and endodontal borings from the Miocene Montpelier Formation (White Limestone Group) of Jamaica. *Cenozoic Research*, **3**, 157-165.
- Uyeno, T., 1978. A Preliminary report on fossil fishes from Ts'o-chen, Tai-nan. *Science Report on the Geology and Paleontology of Ts'o-chen, Tai-nan, Taiwan Museum*, (1), 5-18.
- 上野輝彌・松井信輝, 1993. 北海道根室市産出の後期白亜紀魚類化石. 国立科学博物館専報, (26), 39-46.
- 上野輝彌・松島義章, 1975. 神奈川県北部の中津果層(鮮新統上部)産出ホホジロザメ, ヨロイザメなどの化石について. 神奈川県立博物館研究報告(自然科学), (8), 41-55.
- 上野輝彌・籾本美孝・久家直之, 1984. 芦屋層群の魚類化石 1. 北九州市藍島・貝島産出の後期漸新世板鰓魚類相. 北九州市立自然史博物館研究報告, (5), 135-142.
- Welton, B. J., 1979. *Late Cretaceous and Cenozoic Squalomorphii of the Northwest Pacific Region*. Ph. D. thesis, University California Berkeley, 553pp.
- 矢部英生・後藤仁敏, 1999. 板鰓類の歯に関する用語. 化石研究会誌, **32**, 14-20.
- Yabe, H. and Hirayama, R., 1998. Selachian Fauna from the Upper Miocene Senhata Formation, Boso Peninsula, Central Japan. *Natural History Research (Natural History Museum and Institute, Chiba)*, *Special Issue*, (5), 33-61.
- 矢部英生・大竹左右一・橋本智雄・長澤一雄, 2001. 山形県山形市大森の高瀬層(中部中新統)から産出したヨロイザメの歯化石. 山形応用地質, (21), 100-104.
- Yabumoto, Y. and Uyeno, T., 1994. Late Mesozoic and Cenozoic fish faunas of Japan. *The Island Arc*, **3**, 255-269.
- Yano, K., 1999. Chondrichthyans of the Ryukyu Islands, Japan. In Séret, Bernard and Sire, Jean-Yves eds., *Proceeding of 5th Indo-Pacific Fish Conference, Nouméa, 1997*, 351-365. Society of French Ichthyology, Paris.
- Yano, K., Stevens, J. D. and Compagno, L. J. V., 2004. A review of the systematics of the sleeper shark genus *Somniosus* with redescriptions of *Somniosus (Somniosus) antarcticus* and *Somniosus (Rhinoscyrmus) longus* (Squaliformes: Somniosidae). *Ichthyological Research*, **51**, 360-373.

